АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 58

10

ОКТЯБРЬ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1973

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 58 (1973) № 10

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Е. Г. Бобров, *М. М. Голлербах*, *П. М. Жуковский*, *О. В. Заленский*, *Е. М. Лавренко* (главный редактор), *Д. В. Лебедев*, *Г. Г. Левин* (секретарь), *С. Ю. Липшиц*, *Б. Н. Норин* (зам. главного редактора), *В. М. Понятовская*, *Т. А. Работнов*, *В. И. Разумов*, *Л. Е. Родин*, *И. Д. Романов*, *А. К. Скворцов*, *В. Б. Сочава*, *А. Л. Тахтаджян*, *Б. А. Тихомиров*, *А. И. Толмачев*, *Ан. А. Федоров*, *Б. А. Юрцев*, *М. С. Яковлев* (зам. главного редактора).

EDITORIAL BOARD

E. G. Bobrov, *An. A. Fedorov*, *M. M. Hollerbach*, *E. M. Lavrenko* (Editor-in-Chief), *D. V. Lebedev*, *H. G. Levin* (Secretary), *S. J. Linschitz*, *B. N. Norin* (Associate Editor), *V. M. Poniatovskaja*, *T. A. Rabotnov*, *V. I. Razumov*, *L. E. Rodin*, *I. D. Romanov*, *A. K. Skvortsov*, *V. B. Soczava*, *A. L. Takhtajan*, *B. A. Tikhomirov*, *A. I. Tolmatchev*, *M. S. Yakovlev* (Associate Editor), *B. A. Yurtsev*, *O. V. Zalensky*, *P. M. Zhukovsky*.

Адрес редакции «Ботанического журнала»:
199164. Ленинград, Менделеевская лин., д. 1
Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Н. В. Лихарева* и *Т. Г. Эдельман*

Сдано в набор 10/VII 1973 г. Подписано к печати 4/X 1973 г. Формат бумаги $70\times108^1/_{16}$.
Печ. л. $11^1/_2$+4 вкл. ($^1/_2$ печ.)=16.80 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 19.26. Тип. зак. 452. М-35332. Тираж 2556.

1-я тип. издательства «Наука». 199034, Ленинград, 9 линия, д. 12

ТОМ 58 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1973, № 10

УДК 581.43:634, 948: 581.524.443

Ян Еник

СТРУКТУРА КОРНЕВЫХ СИСТЕМ И ПОДЗЕМНАЯ ФИТОМАССА В ЭКВАТОРИАЛЬНЫХ ЛЕСАХ[1]

JAN JENIK. ROOT STRUCTURE AND UNDERGROUND PHYTOMASS IN EQUATORIAL FORESTS

В этой статье делается попытка подвести итог имеющихся знаний о формах корней и о подземной фитомассе в лесах экваториальной зоны. Разнообразие типов растительности и почв, встречающихся в этом районе, затрудняют дать исчерпывающие сведения. Нами рассмотрены только зональные формации дождевого леса на ферралитных почвах, т. е. «тропический дождевой низменный лес», и интразональные аллювиальные леса на латеритных или глеевых почвах с близкими грунтовыми водами, т. е. «тропический дождевой аллювиальный лес», по Элленбергу и Мюллер-Домбуа (Ellenberg a. Mueller-Dombois, 1967).

За последние 50 лет лесоведы и экологи, работающие в тропиках, выяснили важную роль корней и других подземных органов в жизни дождевых лесов. Интенсивность роста растений, питание, конкуренция, выживание на заболоченных почвах, существование эпифитов и т. д. часто рассматривались с учетом строения и функции корневых систем. Воздушные корни внутри леса часто рассматривались как символ буйной тропической растительности. Со временем случайные наблюдения были заменены специальными раскопками и экспериментами.

Как все другие сведения, так и экологические обобщения относительно строения корней и соответствующие выводы в данной статье основаны на личном опыте автора. Хотя автор стремился избежать односторонности, все же нижеизложенные схемы в какой-то мере отражают личные интересы и взгляды автора на растительность экваториальной Африки.

Сложная структура тропических лесов

Не говоря уже о беспорядочности вторичных тропических лесов, созданных под влиянием человека, первичные дождевые леса тоже обладают сложной структурой, которая делает довольно специфическим изучение корней. Сложность дождевых лесов может быть анализирована на фоне различных критериев. Часто используются в этой связи жизненные формы, синузии и видовые популяции (Richards, 1952). Анализ дождевого леса заслуживает внимания с такой точки зрения: все сосудистые растения, образующие эту формацию, обладают физиологически активными органами двух типов. Их корни, снабжающие растение водой и минеральным питанием, представляют собой противоположение листьям, обеспечивающим фотосинтез. Соответственно две характерные сферы могут быть различены внутри пространства, охваченного лесной экосистемой: ризосфера и филлосфера.

---

[1] Доклад на Международном симпозиуме «Продуктивность лесных экосистем мира», Брюссель, 1969; печатается с разрешения автора. Перевод с английского под редакцией Л. Е. Родина.

▲ 1 © «Ботанический журнал», 1973.

В умеренных лесах размежевание вышеупомянутых сфер сравнительно просто. Они имеют тенденцию организовать ризосферу и филлосферу в двух полярных направлениях. Почва и воздушная среда, соответственно, образуют два противоположных местообитания. Корни распространяются исключительно в почве. Таким образом, почва соответствует ризосфере. Граница между обеими сферами совпадает с поверхностью почвы (рис. 1).

В тропических лесах наблюдается известное нарушение в правильности распределения корней и листьев деревьев. В росте корней и побегов геотропизм не играет решающей роли. Физические свойства почвы и воздушной среды разграничены менее отчетливо. Фрагменты ризосферы попадаются повсюду в надземной части экосистемы. Видоизмененные корни могут расти и выполнять свои физиологические функции на поверхности почвы, на древесных стволах, в гумусе, задержанном в кроне деревьев и в открытом воздушном пространстве. Надземные корни, подвергающиеся воздействию света, даже принимают участие в фотосинтезе. Короче, в дождевых лесах ризосфера и филлосфера имеют тенденцию к переплетению (рис. 1).

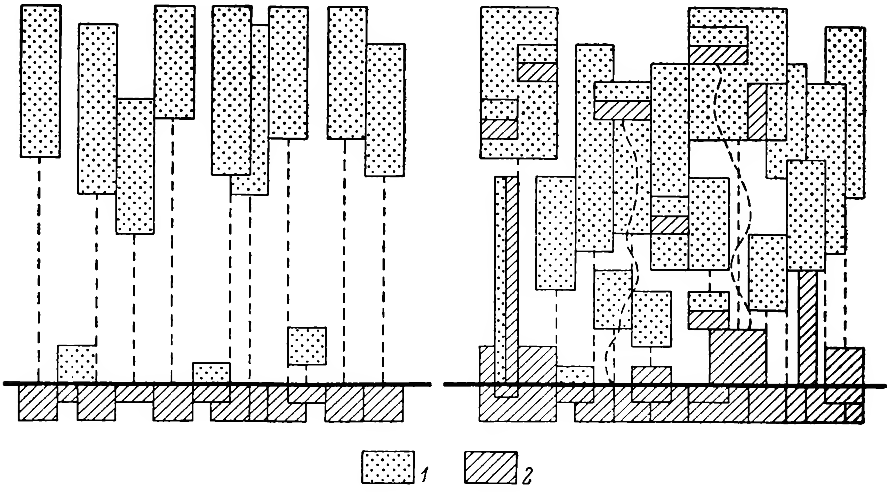


Рис. 1. Схематическая диаграмма пространственного распределения филлосферы и ризосферы внутри экосистемы умеренных лесов (*слева*) и тропических дождевых лесов (*справа*)

1 — филлосфера; *2* — ризосфера

Постоянная высокая влажность внутри дождевого леса (влажная подстилка, сырая кора дерева, сырой гумус в кронах, влажный воздух) и активность муравьев, транспортирующих минеральную почву в кроны деревьев, являются главными экологическими факторами, способствующими вышеупомянутому переплетению ризосферы и филлосферы. Однако нельзя не учитывать эволюционного аспекта. Обилие видов эпифитов, лиан-душителей и вьющихся растений, так же как и разнообразие модификаций корней в дождевом лесу, говорят о древнем возрасте этих типов формаций.

Из вышесказанного можно сделать два важных заключения.

Во-первых, при определении веса надземной фитомассы в тропическом лесу необходимо принимать во внимание наличие минеральной почвы, содержащейся в гумусе кроны, и вес гниющей коры, захваченной корнями. Разделение органического и неорганического вещества, а также живого и неживого органического вещества является проблемой при оценке надземной фитомассы.

Во-вторых, так как значительная часть корней встречается над землей, корневая фитомасса не может быть механически сопоставлена с подземной фитомассой.

Разнообразие форм корней

В экваториальных лесах корни развиваются и в минеральной почве, и в листовой подстилке, на гумусе кроны, в разрушенной коре, на поверхности коры, на поверхности скал, на коврах мха и даже в свободной окружающей атмосфере. Форма корней деревьев и трав приспособлена к этим разнообразным местообитаниям. Анатомия и морфология корней часто являлись предметом доскональных исследований (Ogura, 1940; Troll, 1941—1942; Jeník, 1967; Gill, 1969, и др.). Хорошо изучены воздушные корни с неправильными очертаниями, которые часто привлекали внимание экологов, изучавших прежде леса умеренного климата. С другой стороны, обычные подземные корни часто были менее изучены.

Эпифиты и лианы развивают даже несколько видов корней внутри одного и того же вида. Щетковидные корни многих орхидных, например *Ansellia africana*, растут в отрицательно геотропическом направлении и накапливают органический детрит и минеральную почву, доставленную муравьями и влагу. Это хороший пример «активной» роли корней в создании новых форм ризосферы высоко в пологе деревьев. Другие орхидеи, такие как *Microcoelia caespitosa* (Африка) или *Taeniophyllum zollingeri* (Юго-Восточная Азия), обладают зелеными корнями, которые при фотосинтезе выполняют функцию побега. В тропической Америке висящие корни многих видов *Araceae* являются обычным явлением для глубинных частей леса. Многочисленные лианы из этого семейства в узлах кущения развивают обвивающиеся корни внутри облиственной зоны.

В ферралитных почвах надземные травянистые растения развивают очень маленькие корневые системы, которые распространяются в поверхностном слое. Однако в болотистых аллювиальных лесах разнотравье из сем. *Marantaceae* и *Zingiberaceae*, развивает обширные корневые системы и корневища, которые играют значительную роль в общей фитомассе экосистемы.

Лианы и многие кустарники и деревья тропического дождевого леса обычно образуют придаточные корни на своих стволах и ветвях. Крупные деревянистые лианы, как например виды *Salacia* и *Agelaea* в Африке, развивают придаточные корни на всех плетях, касающихся земли. Неправильные утолщения этих корней изучала Обатон (Obaton, 1960). Придаточные корни у *Scaphopetalum amoenum* и *Anthonotha macrophylla* (Jeník, 1969) появляются на аркообразных побегах, создавая особый тип криволесья. Маленькие деревья в подлеске могут образовывать придаточные корни даже внутри листовой зоны своих конечных ветвей; таким образом, листовой опад и гумус кроны, аккумулированный в пучках листьев, служат в качестве источников воды и питания.

Большинство подземных корней древесных лиан, криволесья и карликовых деревьев располагаются в поверхностном слое ферралитных почв.

Корни деревьев

«Аномальные» формы корней деревьев, как мы уже отмечали, лучше изучены, чем обычные корни, распространяющиеся в почве. Огура (Ogura, 1940) ссылается на примеры тому в Юго-Восточной Азии. Еник и др. (Jeník и др., 1967, 1969, см. «Литература») описали необычные корни деревьев в тропической Африке. Джилл (Gill, 1969) приводит список корневых аномалий из Порто-Рико. Ричардс (Richards, 1952) дал исчерпывающие описания ходульных и досковидных корней.

Нет сомнения, что большинство аномальных корней развивается в постоянных болотах, где встречаются различные виды ходульных и дыхательных корней. Однако те же модификации могут встретиться в аллювиальном лесу и даже в дождевом лесу на ферралитных почвах. Приводим перечисление и краткую характеристику аномальных корней деревьев экваториального леса.

Вид корня	Краткая характеристика
Досковидный корень	Плоские горизонтальные корни, простирающиеся над землей, срастающиеся в плоских отростках ствола дерева.
Воздушный горизонтальный корень	Цилиндрический горизонтальный корень, поднятый от 0.5 до 1.0 м над землей.
Ходульный корень	Корень, возникающий добавочно на нижней части ствола, изгибаясь вниз дугой, укрепляется в почве и, постепенно развиваясь, приобретает вид ходули.
Корневые колючки	Колючие образования, возникающие изредка на стволе, их длина не превышает 10-кратного диаметра корня.
Корень-колючка	Колючее образование, изредка возникающее на стволе; его длина превышает 10-кратный диаметр корня; из этого органа может развиться ходульный корень.
Корневая метла	Ветвистый пучок корней, образующийся прямо на стволе дерева.
Свисающий корень	Тонкий корень добавочного происхождения, свободно свисающий с веток дерева.
Опорный корень	Корень, развившийся из висячих корней, укрепившихся в почве.
Обвивающийся корень	Корень лианы-душителя, ползущий вниз по стволу дерева-хозяина; в результате постепенного анастомоза обвивающих корней образуется ложный стебель.
Колышкоподобный корень	Аэротропический корень, который высовывает отростки прямо над поверхностью земли.
Ходульно-колышкоподобный корень	Аэротропический корень с главной воздушной ветвью, растущей вверх, и системой воздушных боковых ответвлений, укрепленных в почве.
Коленчатый корень	Аэротропический корень, растущий по направлению к поверхности земли, а иногда над поверхностью ее и повернутый обратно в почву.
Корень-колено	Вырост на горизонтальном корне, простирающийся над поверхностью земли.

Наличие аномальных корней затрудняет подсчет фитомассы в экваториальных лесах. Сильно разветвленные ходульные корни, мощные досковидные корни и густые разрастания дыхательных корней делают подсчеты надземной древесной массы очень трудными.

Признаки нормальных корней деревьев, распространенных в почве дождевого леса, мало известны. Бюсген (Büsgen, 1905) исследовал корни тропических деревьев, растущих в оранжереях. Костер (Coster, 1932, 1933, 1935) был первым, кто наблюдал развитие корней в открытом грунте; однако большинство из его наблюдений сделаны в питомниках и на плантациях. Интересные сведения имеются для древесных культур, таких как *Theobroma cacao*, *Hevea brasiliensis* и *Camellia sinensis* (Charter, 1948; Kerfoot, 1962, и др.). Много видов деревьев были изучены Керфутом (Kerfoot, 1963) в Восточной Африке. *Chlorophora excelsa* послужила модельным деревом в ризологическом исследовании в Гане (Mensah et Jeník, 1968). Кроме того, случайные наблюдения над подземными корнями можно найти во многих статьях, имеющих отношение к тропическим лесам.

Что касается морфологии этих корней, мы можем различать скелетные корни, которые находятся в стадии прогрессивного вторичного утолщения, и периферические конечные корни, которые образованы в основном первичными анатомическими тканями.

Конечные корни состоят из крупных корней (макрориза) и их более мелких боковых ответвлений (микрориза); дифференциация эта в тропических лесах менее выражена, чем у деревьев умеренной зоны.

Большинство подземных конечных корней у тропических деревьев имеет сходство с таковыми у видов *Fraxinus*. Однако для *Aeschynomene elaphroxylon*, дерева из сем. бобовых, растущего в постоянных болотах тропической Африки, доказано наличие хорошо дифференцированных макрориз и микрориз (Jeník a. Kubíkova, 1969). Корневые волоски развиваются на конечных корнях менее часто и всасывающая способность сосредоточена в молодых конечных корнях. Эктотрофная микориза у тропических деревьев встречается редко, ее распространение ограничивается немногими видами семейств *Caesalpiniaceae*, *Myrtaceae*, *Fagaceae* и *Pinaceae* (Jeník a. Mensah, 1967). Эндофитные грибы находятся на конечных корнях у большинства тропических деревьев (Janse, 1897; Redhead, 1960); аморфная слизистая оболочка является обычным покрытием конечных корней.

Скелетные корни тропических деревьев отражают как унаследованные черты строения соответствующих видов, так и окружающую среду развития определенного дерева. В системе скелетных корней мы можем различать поверхностные горизонтальные корни, стержневые и периферические вертикально расположенные тонкие корни. Наклонные «сердцевинные» корни (heartroot), расходящиеся радиально от основания ствола, являются еще одной формой скелетных корней. Форма и распространение скелетных корней изменяются с возрастом дерева. Например, у *Chlorophora excelsa* при последовательном развитии скелетных корней намечается заметный переход от торчащих вертикальных корней ко все более доминирующим горизонтальным корням (Mensah a. Jeník, 1968). Корневые системы многих тропических видов начинаются стержневым корнем, который постепенно исчезает среди утолщенных «сердцевинных» и якорных корней. В качестве примера можно указать на *Shorea reprosula* в Малайе (Wilkinson, 1935).

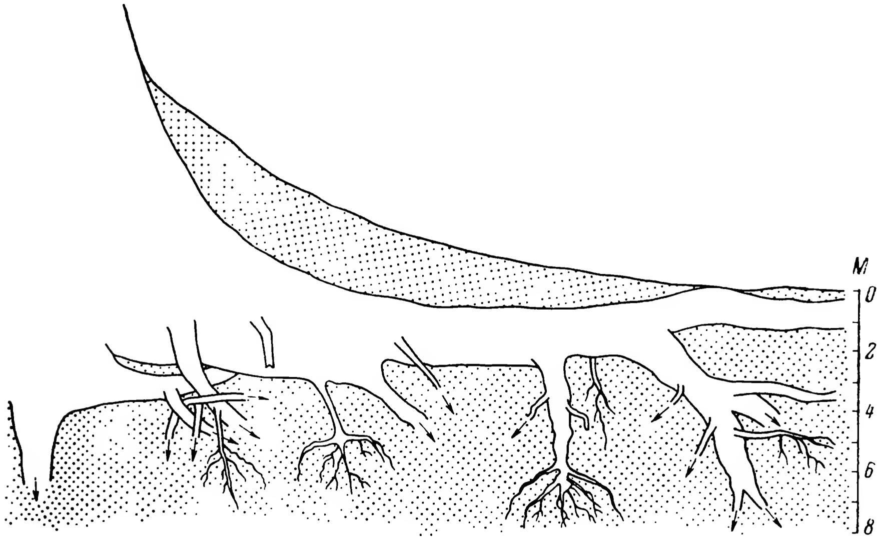


Рис. 2. Распространение скелетных корней молодого дерева-гиганта *Chlorophora excelsa* в ферралитных почвах дождевого леса в Гане

Форма и распределение скелетных корней в почве служат основными критериями при классификации корневых систем тропических деревьев (Wilkinson, 1935). Морфология корней (основных и придаточных) впервые была рассмотрена в классификации П. К. Красильникова (1960).

При определении количества фитомассы желательна более простая классификация корневых систем.

Могут различаться следующие типы корневых систем.

1. Корневая система с крупными горизонтальными скелетными корнями, иногда с досковидными корнями, простирающимися близ поверхности почвы и соединяющимися в большие выросты или досковидные опоры у основания дерева, со слабыми якорными корнями и менее развитым стержневым корнем.

2. Корневая система с крупными горизонтальными скелетными корнями, несущая хорошо развитые якорные корни и развитый стержневой корень; корневые выросты или досковидные опоры менее заметны (рис. 2).

3. Корневая система с хорошо развитым стержневым корнем, множеством сердцевинных корней и сетью слабых поверхностных корней.

4. Корневая система с крупными воздушными ходульными корнями и сетью слабых подземных якорных корней и сердцевинных корней.

5. Корневая система с горизонтальными корнями, простирающимися в подпочве и несущими дыхательные колышкоподобные или коленчатые корни.

Среди молодых мелких деревьев и крупных деревьев среднего яруса дождевого леса обычно превалируют типы 1 и 2. Тип 3 является очень обычным в нижнем древесном ярусе и у мелких деревьев подлеска. Тип 4 приурочен к средним по размеру и более мелким деревьям, произрастающим на заболоченных почвах, изредка встречается также на ферралитных почвах. Тип 5 встречается только в постоянно заболоченных местах.

Подземная ярусность и горизонтальное распределение корней деревьев

Исследование подземной фитомассы в экваториальном лесе тесно связано с рисунком вертикальной ярусности и горизонтального распространения корней в почве. В соответствующей литературе неоднократно высказывалось общепринятое мнение, что тропические деревья обладают исключительно мелкой (поверхностной) корневой системой. Описывая тропические леса Габона и суммируя свои обширные знания африканской растительности, Шевалье (Chevalier, 1916 : 353) подчеркнул отсутствие стержневых корней и хорошо выраженное развитие поверхностной корневой системы у деревьев дождевого леса. Подобное заключение встречается во многих работах, имеющих дело с экваториальными лесами и почвами всех тропических районов (Schnell, 1950; Ellenberg, 1959; Ahn, 1960; Taylor, 1960; Lemée, 1961; Burgess, 1961; Walter, 1964,и др.).

Определение глубины, которой достигают корневые системы тропических деревьев, основано на случайных наблюдениях поваленных ветром деревьев и почвенных шурфов, приготовленных для почвенных исследований. Очевидно, оба источника информации являются не очень верными. Можно предполагать, что отдельные поваленные ветром деревья будут иметь более мелкую корневую систему, чем средние деревья.

Почвенные шурфы обычно располагают далеко от крупных деревьев, чтобы миновать большие скелетные корни; следовательно, они не могут обеспечивать данные о корневой ярусности у крупных деревьев.

По нашему мнению (Mensah a. Jeník, 1968), представление о поверхностности корневых систем у деревьев тропического леса можно принять только в том смысле, что большинство сосущих (питающих, конечных корней) распространяются в поверхностном гумусовом горизонте, который, очевидно, мельче, чем соответствующий слой в почвах умеренного леса. Ниже, в подпочве, количество корней очень резко уменьшается с последовательностью, очень схожей с той, которая наблюдается в лесах других районов. На рис. 3 даны два примера такой ярусности в дождевом лесу в Гане. Несмотря на типичные свойства ферралитных почв, ярусность подземной фитомассы приближается к ярусности в мезофильных лесах Центральной Европы (Jeník, 1967). Более детальные исследования тропического леса показали бы наличие поверхностной аккумуляции корней в поверхностном слое около 2 см толщины.

Вертикальное и горизонтальное распространение скелетных корней также в основном не различается от таковых в умеренном лесу. Например, развитие стержневых, якорных и горизонтальных корней у *Chlorophora excelsa* очень похоже на то, что можно видеть у европейских дубов. В ферралитных почвах общая глубина, достигнутая стержневым корнем, была определена от 2 до 3 м. У крупных деревьев-гигантов с плоскими корнями и досковидными подпорками якорные и стержневые корни слабее и проникают в глубину приблизительно на 1 м. В заболоченных глеевых почвах все якорные и стержневые корни заканчиваются на глубине уровня воды, образуя характерную метлообразную форму.

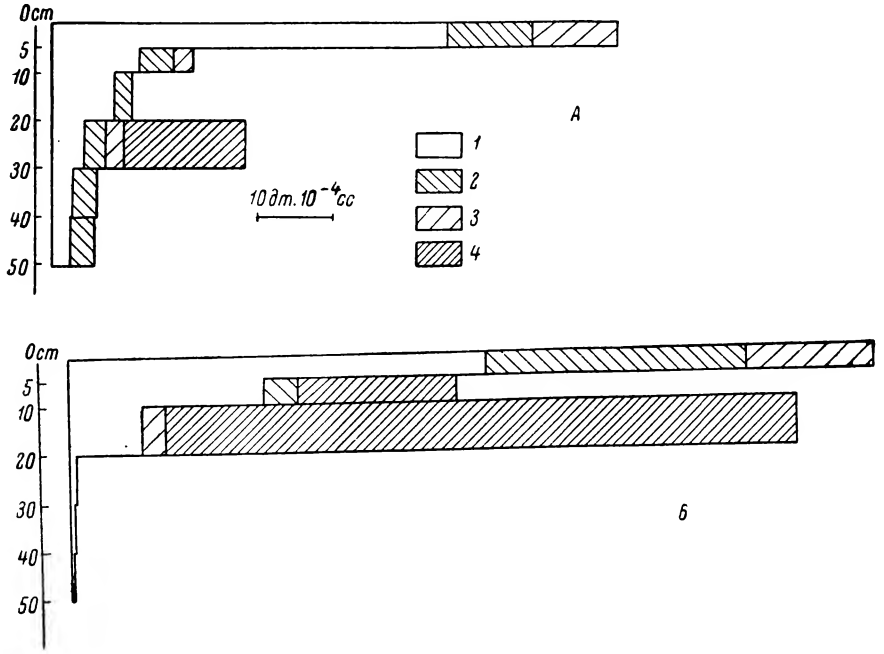


Рис. 3. Два примера (*А*, *Б*) ярусности подземной фитомассы в ферралитной почве дождевого леса в Гане

1 — корни тоньше 2 мм; *2* — корни от 2 до 5 мм; *3* —корни от 5 до 10 мм; *4* — корни толще 10 мм

В общем, глубина проникновения корней тропических деревьев контролируется как наследственностью, так и свойствами почвы и грунта. Мы можем согласиться с Ричардсом (1952) и Керфутом (1963), что аэрация почвенного профиля весьма эффективно влияет на распределение корней. В ярусах с полевой влагоемкостью ниже 20% корневая фитомасса резко уменьшается. На глеевых почвах увеличение корневой фитомассы в подпочве связано с развитием дыхательных корней.

Определение состава и количества подземной фитомассы

В отличие от монодоминантных лесов и плантаций (Кира и Огава, 1968; Каризуми, 1968) в смешанных тропических лесах выявить видовую принадлежность подземных корней различных видов деревьев почти невозможно. Единственное исключение — тонкие конечные корни и более мелкие скелетные корни, обладающие морфологическими или анатомическими особенностями, которые могут быть практически использованы в утомительном трудоемком процессе сортировки корней. Более того, обилие видов и широкое разнообразие размеров деревьев создают дополнительные трудности при количественной оценке подземной фитомассы. До сих пор был проделан только грубый подсчет.

Для грубой оценки подземной фитомассы тропического леса рекомендуются следующие пять последовательных действий: 1) учет фитомассы более крупных скелетных корней, 2) выемка почвенных блоков, 3) отделение корней от почвы, 4) сортировка корней и определение сухого веса, 5) подсчет и интерпретация результатов.

1. Внутри пробного участка площадью 50×50 м все большие горизонтальные корни, стелющиеся близ поверхности, могут быть непосред-

ственно измерены и легко может быть подсчитано их общее количество. Часть из них, простирающаяся над землей, должна быть учтена отдельно от порции, которая расположена под землей. Размер и объем стержневых, якорных и сердцевинных корней и глубоко расположенных горизонтальных корней подсчитываются в почвенных разрезах клиновидной формы, выкопанных у подножия модельных деревьев. Эти деревья отбираются главным образом с учетом формы корневых выростов, формы основания ствола, ходульных корней и поверхностных горизонтальных корней, соответствующих одному из вышеупомянутых пяти типов корневых систем. Почвенный разрез должен быть расположен между двумя большими горизонтальными корнями с наибольшей глубиной у основания дерева. Все крупные скелетные корни внутри некоторого объема почвы должны быть изъяты, высушены и взвешены. Выборочно мы можем подсчитать приблизительную фитомассу путем использования объема и среднего удельного веса древесины в корнях тропического дерева. Согласно нашим опытам, удельный вес 0.6 может быть приемлемым для подобного рода подсчетов.

2. Почвенные блоки для оценки фитомассы более мелких скелетных корней и конечных корней располагаются либо методом случайного размещения на данной пробной площади или вдоль линии трансекты, связующей два больших дерева, выбранных случайно. Ствол дерева и крупные скелетные корни должны быть исключены. В наших работах на ферралитных почвах были взяты почвенные блоки площадью 25×25 см. В верхнем слое почвы были взяты два прямоугольника по 5 см толщиной. Далее вниз были выкопаны прямоугольники по 10 см толщиной. В ферралитных почвах, по-видимому, глубина в 50 см включает большинство корней, которые могут играть роль при грубом подсчете фитомассы. Для грубой оценки подземной фитомассы взятие трех почвенных блоков можно считать минимальным, 10 блоков — оптимальное их количество.

3. Отделение корней из почвенных образцов лучше всего осуществлять методом последовательной флотации в водных резервуарах. Размоченный почвенный образец повторно размешивается, и после осаждения тяжелых минеральных частиц всплывшие на поверхности корни отсеиваются. Применение более сложного оборудования с набором сит способствует увеличению ошибки из-за потери корневых фракций, смешивающихся с минеральными фракциями, оседающими на ситах, или потерями в текучей воде.

4. Общая оценка подземной фитомассы не требует каких-либо дальнейших сортировок корней, отмытых из почвенных блоков, однако многие вопросы, касающиеся экологии корневых систем, могут быть разрешены только после сортировки корней соответственно их диаметру. Наиболее важной является категория самых мелких корней, менее 2 мм диаметром. Эти корни обеспечивают прочный рисунок вертикальной ярусности (рис. 3), который несколько нарушается случайным присутствием крупных скелетных корней. Как указано в предыдущих параграфах, процесс сортировки корней согласно их видовой принадлежности очень труден. В тропической Африке *Chlorophora excelsa* обладает конечными корнями с ярко-желтой окраской, а более старые скелетные корни ее несут ярко-желтые чечевички, и все же, несмотря на это, сортировка этих корней представляет значительные трудности, которые, конечно, не являются непреодолимыми (Mensah a. Jeník, 1968).

5. Сухой вес корней, выделенных из почвенных блоков, пересчитывается на всю пробную площадь с добавлением веса скелетных корней. Результат выражается величиной фитомассы на гектар или в процентах от общей фитомассы всей экосистемы. В случае более детальной сортировки корней, отмытых из почвенных блоков, диаграмма может быть нарисована обычным путем как показано на рис. 3.

Касаясь действительности, достоверности получаемых результатов, нужно отметить, что до настоящего времени имеется очень мало опубликованных данных по подземной фитомассе тропического леса. Л. Е. Родин и Н. И. Базилевич (1965; Базилевич и Родин, 1968) на основании литературных данных опубликовали первую такого рода оценку для экваториального леса. Цифры, представленные в их таблицах, относятся к молодым насаждениям и вторичным лесам, находящимся под влиянием деятельности человека. В девственном дождевом лесу в Гане мы определили большее количество подземной фитомассы по сравнению с цифрами, указанными этими исследователями. В дождевом лесу Ганы было от 8 до 10 т/га мелких корней на гектар и 200 т/га крупных скелетных корней;[1] у одного только дерева-гиганта было насчитано до 10 т скелетных корней.

Обилие составляющих видов, сложная структура и мощность дождевых лесов делают выкапывание и количественное определение подземных органов весьма трудным. Имеющиеся в наличии факты не могут быть сопоставлены с соответствующими исследованиями в европейских лесах (например, Kostler, и др., 1968). Необходимо сделать гораздо больше наблюдений и определений, прежде чем могут быть составлены достоверные сведения о корнях тропических растений и о подземной фитомассе тропических лесов.

ЛИТЕРАТУРА

Базилевич Н. И. и Л. Е. Родин. (1968). Запасы органического вещества в подземной сфере растительных сообществ суши Земли. В кн.: Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы. Международный симпозиум : 3—7. — Каризуми П. (1968). Определение биомассы корней в лесах путем отбора проб из почвенных блоков. Международный симпозиум : 79—86. — Кира Т. и Х. Огава. (1968). Косвенный метод оценки прироста биомассы корней у деревьев. Международный симпозиум : 97—103. — Красильников П. К. (1960). О классификации корневых систем деревьев и кустарников. Международный симпозиум : 107—116. — Родин Л. Е. и Н. И. Базилевич. (1965). Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара. — Ahn P. (1960). The mapping, classification, and interpretation of Ghana forest soils for forestry purposes. In: Proceedings of the Fifth World Forestry Congress : 1—10. — Burgess P. F. (1961). The structure and composition of lowland tropical rain forest in North Borneo. Malayan Forester, 14 : 66—80. — Büsgen M. (1905). Studien über die Wurzelsysteme einiger dikotyler Holzpflanzen. Flora, 95 : 58—94. — Charter C. F. (1948). Cocoa soils — good and bad. Tafo, West African Cocoa Research Institute. — Chevalier A. (1916). La forêt et les bois du Gabon. — Coster C. (1932). Wortelstudien in de Tropen. I. De jeugdontwikkeling van het vortelstelsel van een zeventigtal boomen en groenbemesters. Tectona, 25 : 828—872. — Coster C. (1933). Wortelstudien in de Tropen. III. De zuurstofbehoefte van het wortelstelsel. Tectona, 26 : 450—497. — Coster C. (1935). Wortelstudien in de Tropen. IV. Wortelconcurrentie. Tectona, 28 : 861—878. — Ellenberg H. (1959). Typen tropischer Urwälder in Peru. Schweiz. Zeitschr. f. Forstwesen, 110 : 169—187. — Ellenberg H. a. D. Mueller-Dombois. (1967). Tentative physiognomic-ecological classification of plant formations of the earth. Ber. Geobot. Inst. Rübel, 37 : 21—55. — Gill A. M. (1969). The ecology of an elfin forest in Puerto Rico. 6. Aerial roots. J. Arnold Arb., 50 : 197—209. — Janse J. M. (1897). Les endophytes radicaux de quelques plantes Javanaiaes. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, 14 : 53—201. — Jeník J. (1958). Kořenový systém dubu zimního a letního (*Quercus robur* and *Q. petraea*). Rozpravy čs. Akad. Věd, řada mat.-přír. věd, 67, 14 : 1—85. — Jeník J. (1967). Root adaptations in West African trees. J. Linn. Soc. (Bot.), 60 : 25—29. — Jeník J. (1969). The life-form of *Scaphopetalum amoenum*. A. Chev. Preslia, 41 : 109—112. — Jeník J. a. B. J. Harris. (1969). Root spines and spine roots in dicotyledonous trees of Tropical Africa. Österr. Bot. Zeitschr., 117 : 128—138. — Jeník J. a. J. Kubikova. (1969). Root system of tropical trees. 3. The heterorhizis of *Aeschynomene elaphroxylon* (Quill. et Perr.) Taub. Preslia, 41 : 220—226. — Jeník J. a. K. O. A. Mensah. (1967). Root system of tropicaltrees. I. Ectotrophic mycorrhizae of *Afzelia africana* Sm. Preslia, 39 : 59-65. — Kerfoot O. (1962). Tea root systems. World crops, 14 : 5. — Kerfoot O. (1963). The root systems of tropical forest trees. Commonwealth Forestry Review, 42 : 19—26. — Köstler J. N., E. Brückner a. H. Bibelriether. (1968). Die Wurzeln der Waldbäume. — Lemée G. (1961). Effects des caractères du sol sur la lokalisation de la végétation en zone équatoriale et tropicale humide. In: Unesco Proceedings of the Conference on Tropical Soils and Vegetation, Abidjan : 25—39. — Mensah K. O. A. a. J. Jeník. (1968). Root system of tropical trees, 2. Features of the root system of Iroko (*Chlorophora excelsa* Benth. et Hook.). Preslia, 40 : 21—27. — Obaton M. (1960). Les lianes ligneuse á structure anormale des forêts denses d'Afrique occidentale. Annales Si. Nat. douzième serie, Botanique et Biologie végétale, 1 : 1—220. — Ogu-

---

[1] Для горных тропических лесов Бразилии на высоте 1100 и 1500 м, по личным материалам Л. Е. Родина и Н. И. Базилевич (1965), указаны 201 и 328 т/га корней соответственно. (*Примечание редактора перевода*).

ra Y. (1940). On the types of abnormal roots in mangrove and swamp plants. Bot. Mag. Tokyo, 54 : 389—404. — Redhead J. F. (1960). A study of mycorrhizal associations in some trees of Western Nigeria. — Richards P. W. (1952). The tropical rain forest. — Rodin L. E. a. N. I. Bazilevich. (1966). The biological productivity of the main vegetation types in northern hemisphere of the Old World. Forestry Abstracts, 27 : 369—372. — Schnell R. (1950). La forêt dense. — Taylor C. J. (1960). Synecology and silviculture in Ghana. — Troll W. (1941—1942). Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. I, 3. — Walter H. (1964). Die Vegetation der Erde in ökologischer Betrachtung. I. Die tropischen und subtropischen Zonen. — Wilkinson G. (1935). Root competition and silviculture. Malayan Forester, 8 : 11—15.

(Получено 20 X 1972).

Каролинский университет,
Прага, Чехословакия.

SUMMARY

A review is given of the available knowledge on root forms and underground phytomass in forests of the equatorial zone. In these ecosystems, roots and shoots are not arranged in a strictly bipolar way as in temperate forests. The rhizosphere and the phyllosphere tend to be interlaced, and roots actually occur at any height in the aboveground space. Consequently, the underground phytomass cannot be equalized with the root phytomass. Moreover, estimates of the aboveground phytomass should consider the numerous soil pockets found over the trunks and in the crown of the trees.

With regard to the general habit and distribution of large skeleton roots, five types of root systems could be distinguished in tropical trees. The estimates of the underground phytomass in the tropical rain forests in Ghana, West Africa, showed fairly high amounts achieving 200 tons per hectare.

УДК 578.086 : 581.821 : 582.542.1

Е. А. Мирославов и М. П. Жигар

ЭЛЕКТРОННОМИКРОСКОПИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ НАРУЖНЫХ СТЕНОК ЭПИДЕРМАЛЬНЫХ КЛЕТОК *POA ANNUA* L., *DACTYLIS GLOMERATA* L. И *LEYMUS RACEMOSUS* (LAM.) TZVEL.

E. A. MIROSLAVOV AND M. P. ZHIGAR. ELECTRON MICROSCOPIC STUDY OF THE OUTER WALLS OF EPIDERMAL CELLS IN *POA ANNUA* L., *DACTYLIS GLOMERATA* L. AND *LEYMUS RACEMOSUS* (LAM.) TZVEL.

Проведено изучение строения внешних стенок клеток эпидермиса надземных вегетативных органов трех видов злаков. Восковой покров на их поверхности распределен неравномерно, воск отсутствует или слабо развит на участках поверхности, расположенных над антиклинальными стенками, а также у клеток находящихся над жилками и по краю листовой пластинки. В этих же местах отмечено наличие большого количества пор, пронизывающих наружные стенки эпидермальных клеток. Толщина кутинизированного слоя над порами меньше, чем в других .участках. Показано также, что кутикула является не гомогенной пленкой, как это принято считать, а пронизана множеством прожилок, состоящих, по всей вероятности, из пектиновых веществ. Обсуждается участие описанных структур в проницаемости наружных стенок клеток эпидермиса.

Наружные стенки эпидермальных клеток имеют довольно сложную организацию. Они покрыты восковым налетом, кутикулой, нередко кутинизированы и довольно сильно утолщены. Все это способствует наиболее полной изоляции растения от неблагоприятных факторов внешней среды. Вместе с тем известно, что наружные стенки клеток эпидермиса являются проницаемыми для целого ряда различных веществ: воды, растворов органических и минеральных веществ, газов (Arens, 1934; Tukey и др., 1958; Дорохов, 1964, 1967).

Однако до настоящего времени не ясны структурные особенности эпидермальной ткани, способствующие ее проницаемости. Для решения этого вопроса нами было проведено изучение субмикроскопической организации наружных стенок клеток эпидермиса некоторых злаков.

Материал и методы исследования

В качестве объектов исследования были взяты *Leymus racemosus* (Lam.) Tzvel., *Poa annua* L., *Dactylis glomerata* L. Материал собирался в Ленинградской области в период плодоношения.

Строение наружной эпидермальной стенки изучалось на ультратонких срезах. Для этого был зафиксирован эпидермис с абаксиальной и адаксиальной сторон листовой пластинки, влагалища зрелого листа среднего яруса и эпидермис стебля в верхней, средней и нижней частях междоузлия. Фиксация проводилась по общепринятой методике глутаровым альдегидом и OsO_4 с последующей заливкой в эпон. Поскольку дифференцированный эпидермис злаков плохо пропитывается эпоном, была также проведена фиксация по Колфилду с заливкой в смесь метил- и бутилметакрилатов (в отношении 1 : 3).

Выявление пектиновых веществ проводилось по методу, описанному Е. М. Бармичевой и М. Ф. Даниловой (1973), с помощью алцианового синего и рутения красного.

Морфология и распределение поверхностного воска изучались с помощью метода одноступенчатой реплики (Кравкина, Мирославов, 1969) у *Leymus racemosus* и *Poa annua* на абаксиальной и адаксиальной стороне в средней части листовой пластинки и влагалища зрелого листа среднего яруса. Исследование воскового покрова у стебля проводилось в двух участках среднего междоузлия — в верхнем, не закрытом листовым влагалищем, и нижнем, закрытом влагалищем листа.

Результаты исследования

Наружные стенки эпидермальных клеток *Leymus racemosus* и *Poa annua* покрыты восковым налетом. У *L. racemosus* восковой покров развит сильнее, чем у *P. annua*. Основной формой восковых отложений у этих злаков являются стерженьки, располагающиеся под прямым углом или наклонно к поверхности наружной стенки (табл. I, *а*, *б*; см. вклейку). Стерженьки очень тонкие, их диаметр достигает 0.07—0.1 мкм. Длина их в разных участках органов может быть неодинакова. Особенно длинные стерженьки воска отмечены нами на адаксиальной стороне листовой пластинки *L. racemosus* у клеток, расположенных над жилками; самые короткие — у клеток адаксиальной стороны пластинки листа, расположенных над мезофиллом. У *Poa annua* резкого отличия в размерах восковых стерженьков в различных участках эпидермиса не наблюдается. Средняя величина их составляет 0.5 мкм.

Кроме стерженьков, нами отмечены восковые отложения пластинчатой формы (табл. II, *а*; см. вклейку). Они обычно встречаются по краю листовой пластинки, а также над проводящими пучками абаксиальной поверхности листового влагалища. У *Poa annua* пластинки воска имеют размер 0.7—3.8 мкм.

Таким образом, форма и размеры восковых отложений, расположенных на различных участках поверхности растения, могут быть разными. Различно и распределение воска по поверхности отдельных органов растения. На абаксиальной стороне листовой пластинки очень густой восковой покров обнаруживается у клеток эпидермиса, расположенных над мезофиллом (табл. I, *а*). Гораздо меньше восковых стерженьков над жилками. У *Poa annua* воск здесь совсем отсутствует (табл. II, *б*). Очень редкие восковые отложения располагаются и по краю листовой пластинки (табл. II, *а*).

Восковой покров на адаксиальной поверхности листовой пластинки менее плотен, чем на абаксиальной, но в распределении воска на поверхности верхнего эпидермиса пластинки листа существенных отличий не наблюдается. Стерженьки воска на абаксиальной стороне листового влагалища располагаются довольно густо. Наибольшее количество воска присутствует на поверхности клеток эпидермиса, расположенных над мезофиллом, над проводящими же пучками восковой покров гораздо более редкий. Эпидермис адаксиальной стороны влагалища листа в его средней части воска не имеет.

На поверхности стебля в верхней части междоузлий присутствуют довольно крупные кристаллы воска, достигающие особой густоты у клеток, расположенных над хлоренхимой и отсутствующие над проводящими пучками. В нижней части междоузлий восковой покров нами не обнаружен.

Неравномерно распределяются восковые отложения и в пределах отдельных клеток. Так, в центральных участках поверхности клетки восковые отложения более плотные, а над антиклинальными стенками воска нет вовсе или встречаются редкие одиночные кристаллы (табл. I, *б*). При этом наиболее изреженный восковой покров над антиклинальными стенками, ориентированными параллельно жилкам. На поверхности антиклинальных стенок, расположенных в поперечном по отношению к длинной оси листа направлении, восковой покров гораздо гуще. При этом более четко изреженность поверхностного воска над поперечными антиклинальными стенками выявляется у *Poa annua*.

Ниже воскового покрова расположена кутикула. У надземных органов *Leymus racemosus*, *Poa annua*, *Dactylis glomerata* под электронным микроскопом она выглядит неоднородной. В ее толще отчетливо просматриваются тончайшие электронноплотные прожилки, которые уже были отмечены в литературе (Schnepf, 1964; Maier, 1968; Sievers, 1968) и названы дендритами (Maier, 1968). Дендриты были обнаружены нами как в кутикуле листа, так и стебля. Они выявляются у кутикулы, расположенной и над антиклинальными, и над периклинальными стенками. Дендриты ориентированы более или менее вертикально к поверхности наружной стенки и обычно сильно разветвлены. На границе кутикулы и нижележащего слоя дендриты соединены друг с другом прожилками, расположенными параллельно поверхности. Особенно отчетливо такие прожилки прослеживаются у *Leymus racemosus* и *Dactylis glomerata*.

Во внутренних слоях кутикулы дендриты развиты сильнее, чем в наружных, а у самой поверхности они обычно вообще не обнаруживаются. Однако в ряде случаев нам удалось выявить дендриты и в самом наружном слое. Так, например, в кутикуле клеток абаксиального эпидермиса, расположенного над мезофиллом и по краю листовой пластинки, а также у стебля они доходят до поверхности, но в самом наружном слое кутикулы дендриты имеют очень низкий контраст и поэтому плохо выявляются. Возможно, дендриты пронизывают всю толщу кутикулы и у клеток эпидермиса, расположенных в других местах. Однако в самом наружном слое их не всегда удается обнаружить вследствие того, что они здесь развиты слабее, чем во внутренних слоях.

По мнению некоторых исследователей, дендриты свойственны кутинизированному слою и не встречаются в кутикуле. Однако мы считаем, что эти структуры свойственны именно кутикуле, а не кутинизированному слою. Это подтверждается следующими данными.

На ранней стадии развития эпидермальных клеток кутикула образует складки, отделяясь в некоторых местах от целлюлозного слоя оболочки, и в этот момент хорошо видно, что дендриты располагаются именно в кутикуле (табл. III, *б*; см. вклейку). Проведенное нами изучение развития кутикулы *Leymus racemosus* показало, что кутикула возникает раньше, чем начинается кутинизация оболочки, и уже на ранней стадии развития она бывает пронизана дендритами (табл. III, *б*). У мезофитных злаков *Poa annua* и *Dactylis glomerata*, у которых нет кутинизированного слоя, в кутикуле имеются хорошо развитые дендриты. И, наконец, тот факт, что дендриты иногда выявляются и в самом наружном слое, свидетельствует о их принадлежности к кутикуле.

Природа описываемых структур до настоящего времени остается невыясненной. По мнению Шнепфа (Schnepf, 1964), они состоят из пектиновых веществ, это заключение было сделано им на основании того, что дендриты контрастируются свинцом так же, как и участки оболочки, состоящие из пектина.

С целью выявления природы дендритов нами были проведены гистохимические реакции с алциановым синим и рутением красным. В качестве контроля брался материал, фиксированный только глутаровым альдегидом без последующей фиксации осмием.

При добавлении к фиксатору алцианового синего (табл. IV, *а*; см. вклейку) и рутения красного в кутикуле четко выявлялись дендриты, тогда как при отсутствии этих красителей кутикула имела вид гомогенного серого слоя (табл. IV, *б*). Как известно, алциановый синий и рутений красный являются реактивами на пектиновые вещества и используются для этой цели как в световой, так и в электронной микроскопии (Luft, 1964, 1966; Beneš, 1968; Rougier, 1970, 1972; Бармичева и Данилова, 1973).

На основании полученных данных можно предположить, что дендриты состоят из пектиновых веществ или во всяком случае содержат значительное количество их.

Таким образом, кутикула злаков представляет собой не гомогенную пленку, как обычно считают. Она пронизана тончайшими прожилками, которые, по всей вероятности, состоят из пектиновых веществ.

По данным некоторых авторов (Sitte, 1957; O'Brien, Thimann, 1965; O'Brien, 1967), под кутикулой находится слой пектиновых веществ. Такое заключение делается на основании того, что этот слой под световым микроскопом окрашивается рутением красным и, следовательно, богат пектиновыми веществами. Наличие пектиновой прослойки под кутикулой подтверждается и тем, что при обработке материала пектиназой (ферментом, гидролизирующим пектин) кутикулу можно отделить (Orgell, 1955).

У изученных нами объектов под кутикулой иногда выявляется узкий слой, который окрашивается рутением красным и алциановым синим. Обычно дендриты, пронизывающие кутикулу, связаны с этим слоем своей базальной частью и создается впечатление, что они составляют с ним единое целое.

У *Leymus racemosus* глубже располагается кутинизированный слой. Под электронным микроскопом в нем можно наблюдать капли темного вещества, по-видимому, кутина. Эти капли не сливаются, а лежат отдельно, так что между ними существуют довольно значительные участки не пропитанной кутином оболочки.

Степень развития кутинизированного слоя различна. Более сильно этот слой развит в стенке абаксиального эпидермиса листовой пластинки и влагалища листа, а также в наружной оболочке эпидермиса стеблевого междоузлия. В пределах клетки нами отмечено более слабое развитие кутинизированного слоя над поровыми каналами, пронизывающими внешнюю стенку.

Согласно литературным данным, ниже кутинизированного слоя у ряда растений присутствует пектиновый слой (Anderson, 1928; Sitte, 1957; Фрей-Висслинг и Мюлеталер, 1968). У *Leymus racemosus* электронномикроскопические исследования четкой картины распределения пектинового слоя не дали. Может быть, у этого растения пектиновый слой кутинизируется и его не удается выявить. Тем не менее в некоторых участках нам удалось рассмотреть присутствие электронноплотного слоя, расположенного под кутинизированным слоем и соединяющегося со срединной пластинкой антиклинальной стенки.

Ниже кутинизированного слоя у *Leymus racemosus* располагается целлюлозный слой. Он достигает значительной толщины, состоит из микрофибрилл целлюлозы, погруженных в пектиновые вещества, и гемицеллюлозы и по своей структуре не отличается от оболочек других клеток.

Наиболее сильно целлюлозный слой развит у наружного эпидермиса влагалища листа, у клеток нижнего эпидермиса листовой пластинки и у стеблевого междоузлия. Внешние стенки эпидермальных клеток *Leymus racemosus* обладают своеобразной особенностью — они пронизаны порами. Поры тянутся через целлюлозный слой, достигая кутинизированной части стенки. Поровые каналы располагаются косо в углах клеток возле антиклинальных оболочек. У *Leymus racemosus* нами была отмечена положительная корреляция числа пор и толщины внешней клеточной стенки. Большее число пор присутствует у абаксиального эпидермиса листовой пластинки и влагалища листа, в верхней части стебля (Жигар, 1972).

Целлюлозный слой мезофитных злаков *Poa annua* и *Dactylis glomerata* характеризуется чередованием слоев, видимых под электронным микроскопом как более светлые и более темные (табл. III). Подобную слоистость для оболочки клеток эпидермиса *Philodendron scandens* отмечал Боллигер (Bolliger, 1959), считая ее результатом чередования слоев целлюлозы и пектиновых веществ.

Заключение

Электронномикроскопическое изучение внешних стенок клеток эпидермиса *Leymus racemosus*, *Poa annua*, *Dactylis glomerata* позволяет выделить некоторые особенности строения, оказывающие существенное влияние на их проницаемость.

Отложения поверхностного воска являются неравномерными. Воск наиболее слабо развит или вовсе отсутствует на поверхности клеток эпидермиса, расположенных над жилками и по краю листовой пластинки, у адаксиальной поверхности влагалища листа, в базальной части стеблевого междоузлия. Очень редко воск располагается над антиклинальными стенками. Отсутствие восковых отложений над продольными (параллельными жилками) антиклинальными стенками отмечает у пырея ползучего И. М. Кравкина (1972). Нам удалось обнаружить, что и над антиклинальными стенками, ориентированными в поперечном к длинной оси листа направлении, восковые отложения располагаются довольно редко. Редкие восковые отложения над антиклинальными стенками клеток растущего эпидермиса *Zea mays* наблюдали Шиферштейн и Лумис (Schieferstein, Loomis, 1956). Они объясняют отсутствие воскового покрова в этих участках тем, что это районы роста оболочки клеток эпидермиса. Так как рассмотренный нами эпидермис является вполне дифференцированным, мы считаем, что изреженность воскового покрова над антиклинальными стенками, по-видимому, следует рассматривать как структурную особенность распределения поверхностного воска. Поскольку воск является препятствием для проникновения воды, то антиклинальные стенки, характеризующиеся сильной изреженностью воскового покрова, а также клетки эпидермиса, расположенные над жилками и по краю листовой пластинки, должны обладать повышенной проницаемостью. Этот вывод согласуется с литературными данными о более высокой проницаемости эпидермиса в этих участках (Rudolph, 1925; Bancher, и др., 1960; Yamada и др., 1966; Norris, Bücovac, 1968; Мирославов, 1970). Показателен тот факт, что в местах, где отсутствуют или очень редко располагаются восковые кристаллы, наружные стенки клеток эпидермиса *Leymus racemosus* характеризуются наличием пор, пронизывающих целлюлозный, а иногда даже часть кутинизированного слоя. Как уже сообщалось ранее (Жигар, 1972), через поры осуществляется транспирация более интенсивно, чем в других местах оболочки эпидермиса. Этому способствует, по-видимому, также то, что толщина кутинизированного слоя над поровым каналом значительно меньше, чем в других участках оболочки.

Следует подчеркнуть также наличие еще одной структурной особенности наружной стенки клеток эпидермиса злаков — присутствие пектиновых веществ, которые располагаются под кутикулой. У *Leymus racemosus* пектиновая прослойка может присутствовать также между кутинизированным и целлюлозным слоем оболочки, причем этот пектиновый слой соединяется с срединной пластинкой радиальных стенок. Пектиновые вещества являются гидрофильными, и, согласно Growdy, Tanton (1970), свободное пространство оболочки сосредоточено именно в срединной пластинке. Норрис и Буковак (Norris, Bukovac, 1968) рассматривают пектиновый слой как путь, по которому передвигаются различные вещества.

Согласно полученным нами данным, пектиновые вещества внедряются и в толщу кутикулы в виде тонких разветвленных прожилок — дендритов. Следовательно, наружная стенка эпидермальной клетки по всей ее толщине (включая и кутикулу) пронизана прослойками пектиновых веществ, которые могут обусловливать проницаемость наружных стенок клеток эпидермиса.

Таким образом, наружные стенки эпидермальных клеток наряду с особенностями строения, обеспечивающими наиболее полную изоляцию растений (восковый покров, кутикула, кутинизированный слой, утолщение стенок), обладают и некоторыми особенностями организации, способствующими связи внутренних тканей растения с внешней средой (поры наружных стенок, наличие в кутикуле пектиновых прожилок, отсутствие воска на некоторых участках).

Приносим искреннюю благодарность сотрудникам лаборатории анатомии растений БИНа Е. М. Бармичевой и И. М. Кравкиной за оказанное содействие при выполнении настоящей работы.

ЛИТЕРАТУРА

Бармичева Е. М. и М. Ф. Данилова. (1973). Распределение пектиновых веществ в клеточных стенках кончика корня *Raphanus sativus* L. по данным гистохимии. Бот. ж., 58, 9. — Дорохов Б. Л. (1964). Внеустьичный кутикулярный фотосинтез некоторых растений. Тр. I Республ. научн. конф. физиологов и биохимиков растений Молдавии. — Дорохов Б. Л. (1967). О возможности внеустьичного дыхания у яблони. ДАН СССР, 176,3. — Жигар М. П. (1972). Морфология и распределение пор в наружных стенках клеток эпидермиса злаков. Бот. ж., 57, 11. — Кравкина И. М. (1972). Морфология и распределение восковых отложений на поверхности кутикулы *Agropyrum repens*. Бот. ж., 57, 5. — Кравкина И. М. и Е. А. Мирославов. (1969). Субмикроскопическое строение поверхности эпидермиса некоторых злаков. Бот. ж., 54, 9. — Мирославов Е. А. (1970). Изучение субмикроскопической морфологии эпидермиса злаков в связи с выделением водорастворимых веществ листом. Бот. ж., 55, 3. — Мирославов Е. А. (1972). О природе так называемых эктодесм. Бот. ж., 56, 10. — Фрей-Висслинг А. и К. Мюлеталер. (1968). Ультраструктура растительной клетки. — Anderson D. (1928). Struktur und Chemismus der Epidermisaussenwand von *Clivia nobilis*. Jahrb. Wiss. Bot., 69. — Arens K. (1934). Die kutikuläre Exkretion des Laubblattes. Jahrb. Wiss. Bot., 80. — Bancher E., J. Hölzl, J. Klima. (1960). Licht- und elektronenmikroskopische Beobachtungen an der Kutikula der Zwiebelschuppen von *Allium cepa*. Protoplasma, 52. — Beneš K. (1968). On the stainability of plant cell walls with alcian blue. Biolog. plantarum, 10, 5. — Bolliger R. (1959). Entwicklung und Struktur der Epidermisaussenwand bei einigen Angiospermen. J. Ultrastrukt. Res., 3. — De Bary A. (1871). Über die Wachsüberzüge des Epidermis. Bot. Ztg., 29. — Growdy S., T. Tanton. (1970). Water pathways in higher plants. I. Free space in wheat leaves. J. Exp. Bot., 21, 66. — Luft J. (1964). Fine structure of capillary and endocapillary layer as revealed by ruthenium red. Feder. proceed., 25, 6. — Luft J. (1966). Fine structure of nerve and muscle cell membrane permeability to ruthenium red. Anat. record., 154. — Maier U. (1968). Dendritenartige Strukturen in der Cuticularschicht von *Lilium candidum*. Protoplasma, 65, 1—2. — Norris R., M. Bukovac. (1968). Sturcture of the pear leaf cuticle with special reference to cuticular penetration. Amer. J. Bot., 55, 8. — O'Brien T. (1967). Observations on the fine structure of the oat coleoptile. I. The epidermal cells of the extreme apex. Protoplasma, 63, 4. — O'Brien T., K. Thimann. (1965). Histological studies on the coleoptile. I. Tissue and cell types in the coleoptile tip. Amer. J. Bot., 52, 9. — Orgell W. (1955). The isolation of plant cuticle with pectic enzymes. Plant. Physiol., 30. — Rougier M. (1970). Origin des polysaccarides pectiniques de cells dans la paroi des cellules végétales — etude cytochimique. VII Congr. Intern. microsc. électronique. — Rougier M. (1972). Étude cytochimique des squamules d'*Elodea canadensis*. Mise en evidence de leur sécrétion polysaccharidique et de leur activité phosphatasique acide. Protoplasma, 74, 1—2. — Rudolph K. (1925). Epidermis und epidermale Transpiration. Bot. Arch., 9. — Schieferstein R., W. Loomis. (1956). Wax deposits on leaf surfaces. Plant. Physiol., 31. — Schieferstein R., W. Loomis. (1959). Development of the cuticular layers in angiosperm leaves. Amer. J. Bot., 46, 9. — Schnepf E. (1964). Über Zellwandsturkturen bei den Köpfchendrüsen der Schuppenblätter von *Lathraea clandestina* L. Planta, 60, 5. — Sievers A. (1968). Zur Epidermisaussenwand der Fühlborsten von *Dionaea muscipula*. Planta, 83 1. — Sitte P. (1957). Morphologie des Cutins und des Sporopollenins. In: Treiber E. Die Chemie der Pflanzenzellwand. — Tukey H. B. Ir., H. B. Tukey, S. Wittwer. (1958). Loss of nutriens by foliar leaching as determined by radioisotopes. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 71. — Yamada Y., H. Rasmussen, M. Bucovac, S. Wittwer. (1966). Binding sites for inorganic ions and urea on isolated cuticular membrane surfaces. Amer. J. Bot., 53, 2.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 6 IV 1973).

SUMMARY

A study of the epidermis outer cell wall's structure in three grass species has been carried out. The wax cover on their surface is distributed unevenly. Wax is absent or poorly developed on surface sites, situated above the anticlinal walls, as well as in cells, situated above ribs and along the edge of the leaf plate. In these places in xerophyte grasses abundant pores have been observed, penetrating all through the outer cell walls. The thickness of the cutinized layer above the pores is smaller than in other sites. It has been shown that the cuticle is not a homogenous film, but is pierced with numerous filaments composed most likely of pectic substances.

ТОМ 58 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1973, № 10

УДК 582 : 001.4 : 582.547.2

И. Е. Иванова

К СИСТЕМАТИКЕ СЕМЕЙСТВА *LEMNACEAE* S. GRAY

I. E. IVANOVA. ON THE TAXONOMY OF *LEMNACEAE* S. GRAY

В статье развиваются представления об эволюции фронда рясковых, на основании которых определяется возможная первичность и вторичность признаков фронда рясковых, впервые в истории изучения семейства предлагается схема филогенетических взаимоотношений между родами и видами. Общепринятый редукционный ряд *Spirodela—Lemna—Wolffiella—Wolffia* предлагается заменить эволюционным рядом *Spirodela—Lemna—Wolffia—Wolffiella*.

Семейство рясковых все еще остается малоизученной областью систематики. Видов этого семейства в Европе очень немного, в Америке и Африке семейство богаче, но и здесь виды рясковых рассеяны по различным географическим областям, так что практически, без сколько-нибудь удовлетворительной гипотезы о происхождении и эволюции всего семейства, не представляется возможным всесторонне изучить систематику 28—30 его видов. Литературные сведения о морфологии и биологии видов оказываются субъективно односторонними, неполными. Литература о рясковых изобилует синонимами (*Lemna cyclostasa* Ell. и *L. valdiviana* Philippi; *L. angolensis* Welw. и *L. aequinostialis* Welw.; *L. disperma* Hegelm. и *L. parodiana* Giardelli; *Wolffiella hyalina* и *Wolffia hyalina*; *Wolffiella repanda* и *Wolffia repanda*). Полноценные морфолого-экологические характеристики видов могут быть даны лишь на основе приемлемой гипотезы происхождения рясковых. Мы предлагаем разработку некоторых вопросов происхождения, эволюции и систематики семейства рясковых, что поможет ограничить в дальнейшем круг задач в ближайших исследованиях семейства и сделает их более целенаправленными.

Семейство рясковых включает 4 рода: спироделя *Spirodela* Schleid., лемна (ряска) *Lemna* L., вольфия *Wolffia* Hork., вольфиелля *Wolffiella* Hegelm.

Род спироделя представлен 5 видами: *Spirodela intermedia* W. Koch спироделя промежуточная, *S. biperforata* W. Koch с. двупронзенная, *S. punctata* (Meyer) Thompson с. точечная, *S. polyrrhiza* L. с. многокорневая или многокоренник обыкновенный, *S. olygorrhiza* (Kurz) Hegelm. с. малокорневая. Черты организации, свойственные роду спироделя, состоят в следующем (рис. 1, *A*). Плавающее тело похоже на зеленый лист с пучком корней снизу (2—16). Корни не ветвятся, не заякориваются и лишены корневых волосков. Молодые растения и редко наблюдаемые тычинки и пестик выдвигаются со дна кармашков почкования, которые напоминают щелевидные полости: треугольные или близкие к таковым в очертаниях. На обращенной в воздух поверхности тела отчетливо заметны жилки. Окраска растений сверху яблочно-зеленая, снизу, со стороны, обращенной в воду, пурпурная или бледная. Хорошее освещение способствует накоплению пигмента, и тогда могут быть окрашены жилки, а также точка схождения их в виде пурпурового пятнышка на поверхности, обращенной в воздух. Тычинок может быть 2—3, пестик 1 с 2—6 семяпочками. Так называемая «спата», которую мы считаем всего лишь уменьшенным слаборазвитым вегетативным филлокладием (она же «фронд» — наименование, более общепринятое в мировой литературе о рясковых, см. Иванова, 1969), может быть открытой, у других же видов, например у спиродели многокорневой, она сомкнута подобно мешочку. Наконец, самой примечательной чертой спиродель является присутствие на нижней поверхности фронда щитка с 2 свободными краями в виде ушек, которые принято считать редуцированными прилистниками (Engler, 1889) или «профиллюмом» (рис. 1, *Б*, *3*). Этот орган отсутствует у рясок. Виды рода спиродела отличаются друг от друга числом корней (1—3; 2—5; 5—10; 10—18; 16—18), окраской нижней и верхней поверхности фронда, присутствием пигментных точек, числом жилок, степенью вздутости, асимметричностью фронда, характером появления корней (один или два корня пронизывают «профиллюм», соответственно образуя 1 или 2 отверстия для выхода остальных корней).

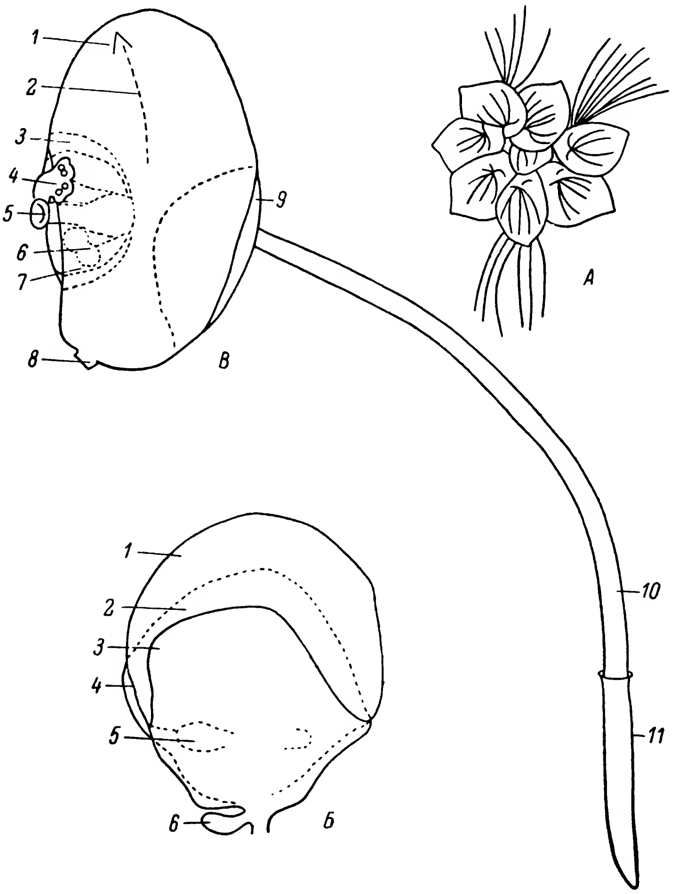


Рис. 1. Подсем. *Lemnoideae*

А — внешний вид колонии *Spirodela polyrrhiza* L. (по Даубсу, 1965). (Увел. 25); *Б* — схема строения фронда *Spirodela polyrrhiza* (по Hegelmaier, 1868): *1*, *2* — первый и третий листы трехлистной мутовки, образовавшие фронд с кармашками; *3* — второй лист мутовки, он же «профиллюм»; *4* — устье левого кармашка почкования; *5* — область почкования левого кармашка; *6* — зачаток сестринского фронда; *В* — *Lemna paucicostata* L. (по Магешвари и Капил, 1963) (Увел. 47): *1* — сосочек; *2* — жилка; *3* — устье левого кармашка; *4* — первая тычинка; *5* — пестик; *6* — вторая тычинка, *7* — «спата»; *8* — «черешок»; *9* — устье правого кармашка; *10* — корень; *11* — корневой чехлик

Род *Lemna* (ряска) включает примерно 11 видов. Это *Lemna gibba* L. ряска горбатая, *L. minor* L. р. малая, *L. trisulca* L. р. тройчатая (трехбороздная), *L. obscura* Austin. р. неясная, *L. disperma* Hegelm. р. двусеменная, *L. angolensis* L. р. ангольская, *L. minima* Philippi р. крошечная, *L. valdiviana* Ell. р. бледная, *L. trinervis* (Austin) Small р. трехнервная, *L. perpussilla* Torr. р. маленькая, *L. paucicostata* Hegelm. р. малоребристая. Ряски имеют (рис. 1, *В*) лишь 1 неветвящийся корень, опускающийся в воду. Тычинок образуется, как правило, 2, но может быть и 1. «Спата» у рясок ангольской, крошечной, бледной, трехнервной, малоребристой и маленькой открытая, у остальных она смыкает края, образуя подобие мешочка. Виды рода различаются между собой длиной корня, числом жилок, наличием сосочков и пигментных точек, интенсивностью окраски, размерами фронда, глубиной и очертаниями кармашков почкования, характером «спаты».

Роды вольфия и вольфиелля одинаково не имеют корней и «спаты» (рис. 2). Генеративный аппарат у них представлен лишь 1 тычинкой и 1 пестиком, с единственной семяпочкой. Располагается он на поверхности, обращенной в воздух, в небольшом углублении, так называемой цветочной ямке (рис. 2, *7*). Вегетативное размножение происходит из единственного кармашка почкования, обращенного входом к дистальному концу фронда, таким образом, молодые растения легко попадают в воду. Род вольфия представлен крошечными шарообразными или зернистыми фрондами, связанными по 2 или одиночными (рис. 2, *1—3*, *7*). Они настолько малы (1—1.5 мм), что легко могут быть перенесены ветром и водоплавающими птицами на значительные расстояния. Известно 6 видов рода вольфия: *Wolffia punctata* Grisebach вольфия точечная, *W. papulifera* Thompson в. сосочковая, *W. brasiliensis* Wedel в. бразильская, *W. microscopica* (Griffith). Kurz в. микроскопическая, *W. columbiana* Karsten в. колумбиана, *W. arrhiza* (L.) Wimm. в. бескорневая. Вольфии напоминают плавающие зерна и являются самыми маленькими цветковыми растениями. У вольфий колеблются размеры фрондов, отличаются они характером точечной пигментации, особенностями перехода верхней поверхности фронда в нижнюю, характером вздутия фронда, наличием конических сосочков на верхней поверхности, у вольфии следует также обращать внимание на устье вегетативного кармашка почкования (продольно- или поперечновытянутое, овальное).

Род вольфиелля включает такие же крошечные растения, но, в отличие от вольфии, их тела лентовидны и сцеплены иногда клубочками в большом числе, как например у вольфиелли звездчатой (рис. 2, *4*). Имеется лишь одна исключительно своеобразная форма, обитающая в Африке и Центр. Америке — вольфиелля Вельвича (рис. 2, *10*), ее тело имеет форму относительно широкой складчатой по краям ленты, на которой сверху размещаются 2 овальные цветочные ямки, едва разделенные тонкой пленчатой вертикальной перегородкой. Всего известно 8 видов вольфиелль: *Wolffiella welwitschii* Hegelm. вольфиелля Вельвича, *W. hyalina* (Delile) Hegelm. в. гиалина, *W. repanda* Hegelm. в. выемчатая, *W. oblonga* Phipippi в. продолговатая, *W. lingulata* Hegelm. в. язычковая, *W. gladiata* Hegelm. в. мечевидная, *W. floridana* (Smith) Thomps. в. звездчатая, *W. denticulata* Hegelm. в. зубчатая. Виды рода вольфиелль отличаются размерами и очертаниями фрондов, характером их сцепления, степенью смещения в бок кармашка почкования, развитием «черешка» ранее отделившегося фронда, который, как мы полагаем (рис. 2, *8*, *9*), играет роль противовеса у бескорневых погруженных вольфиелль. Имеет значение также форма кармашка почкования, его глубина.

Несмотря на видимые морфологические различия, для всех представителей семейства рясковых можно назвать ряд общих особенностей, которые позволяют вычленить эту группу растений из всего многообразия цветковых: водный образ жизни, малые размеры, отсутствие ясного членения тела на корень, стебель, лист; редкое нерегулярное цветение и высокая энергия вегетативного размножения; несмотря на водный образ жизни, — воздушное цветение, с чем связаны многообразные структурные приспособления.

Род спироделя и род ряска объединяются в подсемейство лемновых *Lemnoideae*, род вольфия и вольфиелля — в подсемейство вольфиевых *Wolffioideae*. Очевидной связи между подсемействами выяснить не удавалось, и в этом отношении характерно высказывание Даубса (Daubs, 1965): 5): «Связь между *Spirodela* и *Wolffia* менее очевидна,[1] и даже между промежуточными видами *Lemna* и *Wolffiella* не имеется возможности провести прямую связь».

Генетическую связь между подсемействами могла бы разрешить разгадка эволюции фронда рясковых, но необходимым условием для этого является удовлетворительное объяснение природы их тела. Были выдвинуты различные гипотезы о происхождении тела рясковых, но все они оказались бесплодными и ничего существенного не добавили к пониманию эволюции фронда, ни одну из них нельзя было развить в теорию эволюции фронда. Приводим краткое изложение наиболее значительных гипотез (в хронологическом порядке).

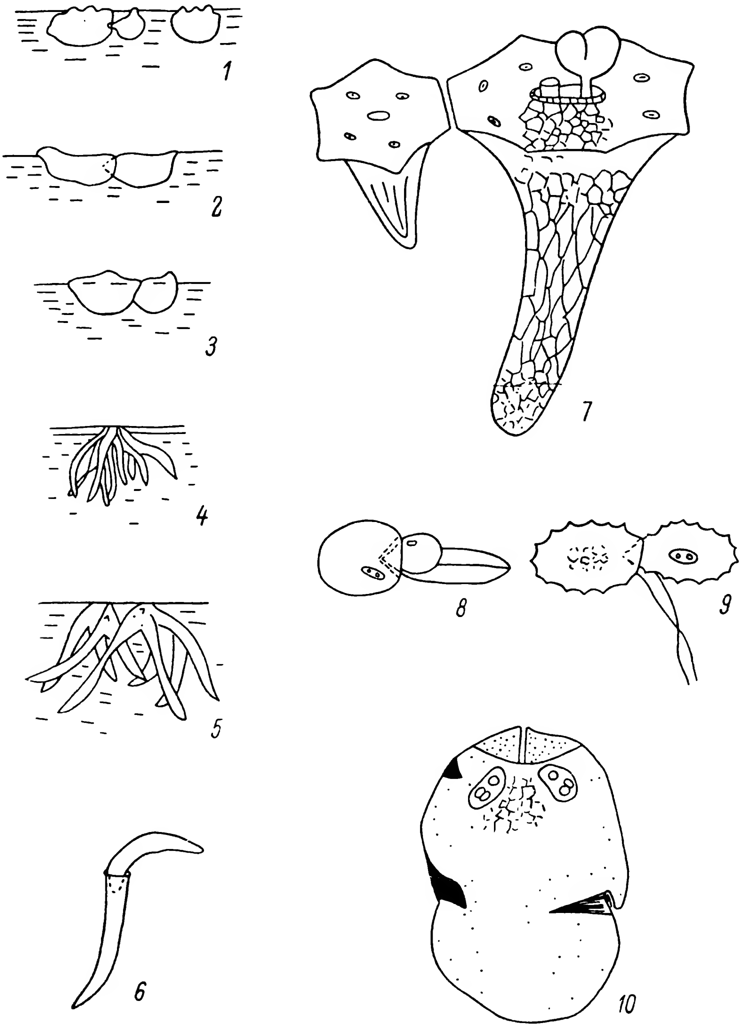


Рис. 2. Подсем. *Wolffioideae*

1 — *Wolffia columbiana* Karst.; *2* — *Wolffia punctata* Griseb.; *3* — *Wolffia papulifera* Thomps. в воде; *4* — *Wolffiella floridana* (Smith) Thomps. в воде (по Hicks, 1937, *1*—*4*); *5* — *Wolffiella gladiata* Hegelm. в воде; *6* — тот же вид, 2 связанных между собой фронда; *7* — *Wolffia microscopica* (Griffith) Kurz. (Увел. 45), два связанных между собой фронда с зубчиками по краям, паренхиматозным выростом снизу и цветочной ямкой сверху; *8* — *Wolffiella hyalina* (Delile) Hegelm. (Увел. 35) — взрослый фронд с сильно развитым «черешком» и латеральной цветочной ямкой; *9* — *Wolffiella repanda* Hegelm. (Увел. 9) — два связанных цветущих фронда, края выемчато-зубчатые, свисает «черешок» ранее обособившегося фронда (*5*—*9*, по Daubs, 1965); *10* — *Wolffiella welwitschii* Hegelm. — цветущий фронд с двумя цветочными ямками и волнистыми краями. (Увел. 7.5) (по Hegelmaier, 1868)

Хегельмаейр (Hegelmaier, 1868) считает фронд рясковых осевым органом с полностью редуцированными листьями у вольфий. Спиродели же сохраняют 3 мутовчатых листа в узле (рис. 1, *Б*). Первый и третий листья мутовки смещены на сторону, обращенную в воздух, и срослись, они принимают участие в образовании кармашков почкования. Второй лист располагается напротив этой пары по другую сторону оси и образует «профиллюм», который полностью редуцирован у ряски (рис. 1, *Б*, *3*). В пазухах верхней пары листьев закладываются будущие осевые побеги. У вольфий побег продолжения берет начало от почки из пазухи первого, теперь полностью редуцированного листа. Почки же двух других редуцированных листьев — цветочные. В качестве доказательства Хегельмаейр говорит о двух цветочных почках, присущих вольфиелле Вельвича.

---

[1] Имеет в виду близость *Araceae* и *Lemnaceae*.

Энглер (1887, — цит. по: Lawalreé, 1943) рассматривает фронд рясковых как листоветвь особой природы: терминальная часть фронда образована листом, который сливается с продолжающимся стеблем (область заложения почек, корня). О происхождении кармашков почкования Энглер ничего не добавляет. Все тело рясковых он называет филлокладием.

Веленовский (1907, — цит. по: Schulz, 1962) приравнивает тело рясок к листу. В пазухе такого листа, по его представлению, уменьшенная почка, которая способна произвести только 1 лист. Но этот лист в свою очередь имеет пазушную почку, из которой развивается тоже только 1 лист.

Лотси Lothsy, 1911, — цит. по: Lawalreé, 1943) гомологизирует фронд с разносемядольным эмбрионом, семядоли которого каулинарные.

Арбер (Arber, 1915, — цит. по: Lawalreé, 1943) рассматривает тело рясковых как филлокладий, содержащий одну сплющенную ось или кладодий и выступающую или расширенную часть — филлодий.

Гебель (Goebel, 1921, — цит. по: Schulz, 1962) полностью отрицает существование осевого органа у рясковых и останавливается на том, что фронд рясковых есть лист с эмбриональной тканью в основании.

Вышеперечисленных исследователей прежде всего занимал вопрос о путях формирования тела рясковых. Между тем эволюция тела рясковых внутри семейства оставалась вне поля зрения исследователей. Некоторые, едва коснувшись этой темы, отказывались решить ее (Daubs, 1965), поднимая вопрос о связях между подсемействами до уровня филогенетических проблем. Редукционный ряд спироделя—ряска—вольфиелля—вольфия признавался большинством ботаников ввиду очевидной простоты вольфии. Но, вопреки этой наиболее распространенной точке зрения, существует еще одна, которая признает эволюционный восходящий ряд вольфия—вольфиелля—ряска—спироделя. Этот малопризнанный взгляд отстаивает в настоящее время Лавальре (Lawalreé, 1943, 1945). Мы же считаем ошибочными оба взгляда на эволюцию фронда и филогенетические связи внутри семейства и предлагаем иное решение этой задачи.

Вначале мы попытались уяснить основные исторические вехи в формировании рясковых. Таких вех мы выделили 3: 1) суша, 2) вода, 3) водоемы, самые неудобные для жизни цветковых, со значительными колебаниями содержания питательных веществ и меняющимся количеством воды, вплоть до полного высыхания ее. Предки рясковых, как полагаем, обитали на суше, вторичный гидрофитизм их подтверждается фактами из биологии семейства. Рясковые цветут в воздушной среде, опыляются наземными агентами, гидрофилия у них исключена (Иванова, 1970). Ко времени цветения они образуют всевозможные приспособления, облегчающие опыление в воздухе. Например, погруженные виды рясковых (ряска тройчатая, вольфиелля звездчатая) отчленяют отдельные вегетативные фронды, которые развивают обильные воздушные камеры и всплывают на поверхность воды. Лентовидные вольфиелли: вольфиелля мечевидная, вольфиелля продолговатая ко времени цветения образуют подобие арки из материнского и дочернего фрондов, так что молодой фронд становится противовесом к исходному цветущему. Цветочные ямки фрондов оказываются на выступающей части арки, где к тому же обильно развиваются воздушные камеры. У вольфиелли гиалины и вольфиелли выемчатой в качестве противовеса развивается сильно удлиняющийся «черешок» — орган прикрепления молодого фронда к материнскому. У ряски горбатой, ряски неясной и вольфии микроскопической устойчивое положение генеративного аппарата в воздушной среде обеспечивают паренхиматозные вздутия нижней поверхности, богатые воздушными камерами. Спиродели и некоторые ряски ко времени цветения удлиняют цепочки фрондов и образуют массовые скопления, что делает надежным перекрестное опыление ползающими насекомыми. Примечательным является также и факт наличия устьиц на боковых, обычно погруженных в воду стенках вольфий.

Сам по себе переход типичного наземного растения с корнем, стеблем и листом в воду явился для предков рясковых моментом ухудшения условий существования. Но и в воде они были вытеснены на малопригодные для других гидрофитов участки водного пространства: пересыхающие канавы, лужи, пруды со значительными колебаниями уровня воды. Это еще в большей степени ухудшило условия существования их предков.

Каким же образом ухудшение условий существования могло отразиться на развитии предков рясковых? Из работ И. Т. Васильченко (1965), Ю. С. Григорьева (1959) видно, что ухудшение условий существования растений влечет за собой уменьшение их размеров при сохранении способности к размножению в ювенильном состоянии. Это приводит к появлению неотенических форм. Неотения у растений, по И. Т. Васильченко, может быть определена как достижение способности к размножению при сохранении особенностей (прежде всего морфологических) очень ранневозрастного состояния при выпадении из онтогенеза позднейших фаз развития. Неотения является одним из важнейших путей эволюции, дающих возможность как бы филогенетического «омоложения» более старых типов с прокладкой новых путей развития.

С. И. Ростовцев (1905), А. Л. Тахтаджян, (1943), И. Т. Васильченко (1965) называют рясковые неотеническими формами, но при этом не решают вопроса об эволюции фронда. Мы же попытаемся представить весь характер структурных преобразований предков рясковых до типичного фронда лемновых и вольфиевых и тем самым выявить связь между подсемействами.

Как нам представляется, в результате неотении гипотетический предок рясковых вначале мог преобразоваться в равносемядольный проросток с нерасходящимися семядолями и замкнутой между ними точкой роста побега (рис. 3, *3*). Проросток обладал стержневым корнем. Затем он становился неравносемядольным и приобретал асимметрию, свойственную рясковым. Стержневой корень утрачивался, как неспособный служить органом равновесия из-за полярного места своего появления, взамен его из апикальной меристемы возникал пучок придаточных корней, которые при своем появлении пробуравливали нижнюю, обращенную в воду семядолю и оказывались более удобно смещенными к центру фронда, обеспечивая устойчивое положение растения на воде.

Конус нарастания рясковых занимает горизонтальное положение. Участки меристемы, образующие цветки, в нашей гипотетической схеме (рис. 3, *5*) изображены ближе к основанию фронда. Заключенный в семядоли конус нарастания побега начинает производить двулистные структуры за счет листа и его пазушной почки с едва развившимся в свою очередь единственным листом у рясок и двумя листьями у спиродель. Таким образом, у спиродель придаточные корни при своем появлении пробуравливают еще и так называемый «профиллюм» — новообразование, которое не обнаружено у рясок. Появление двух кармашков почкования в фронде рясковых можно объяснить наложением друг на друга листовых пластинок, заключающих конус нарастания побега. При этом дно кармашков образует меристема конуса, а стенки кармашков образуются несросшимися в этой части листовыми пластинками; однако в терминальной части фронда эти пластинки срастаются и образуют монолитную его часть. Подобное толкование происхождения фронда подтверждают некоторые наблюдения других исследователей. И. Д. Чистяков (1870) описал клетки с извилистыми стенками, свойственные эпидермису фронд, а также клетки с красным клеточным соком, свойственные субъэпидермальному слою — внутри

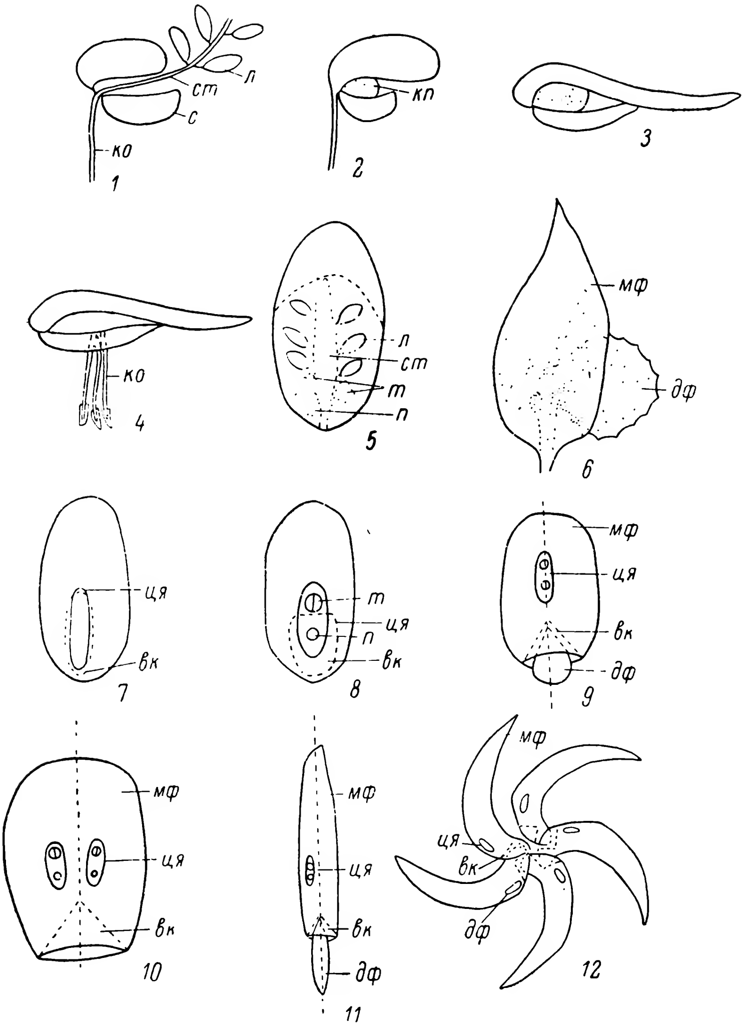


Рис. 3. Схема происхождения фронда рясковых из проростка гипотетического цветкового растения путем неотенических преобразований ряски (*1—8*), вольфии (*9—10*), вольфиелли (*11—12*)

1 — равносемядольный проросток; *2* — неравносемядольный проросток; *3* — стержневой корень исчез, семядоли сомкнулись в терминальной части (сходную структуру имеет первый фронд рясок при прорастании семени); *4* — фронд лемновых с пучком придаточных корней, меристема достигла терминальной части фронда и образовала дно кармашков почкования; *5* — схема фронда рясок, вид сверху, конус нарастания побега показан в развернутом виде, зачаточные листья побега соответствуют серии молодых фрондов, развивающихся попеременно то в левом, то в правом кармашке, нижняя часть конуса нарастания побега производит тычинки и пестик (гипотетическая пролемна, корня нет, тело испещрено пигментными точками, кармашки почкования располагаются параллельно поверхности воды); *6* — нормальный фронд ряски тройчатой с 3 последовательными зачатками дочерних фронд, самый крупный из них в правом кармашке (под микроскопом при мал. увел.); *7* — фронд ряски повернут на 90°, кармашек почкования, обращенный в воздух, обведен линией, кармашек, оказавшийся в воде, обозначен прерывистой линией (гипотетическая провольфия, кармашки почкования вертикальны к линии поверхности воды); *8* — верхний кармашек образовал цветочную ямку с пестиком и тычинкой, нижний кармашек смещается устьем к базальному концу фронда; *9* — фронд вольфии с цветочным и вегетативным кармашками вдоль большой оси; *10* — уплощение фронда вольфии и расщепление цветочной ямки на 2 симметричные, сужение округлого входа вегетативного кармашка в поперечно-щелевидный, как это имеет место у вольфиелли Вельвича; *11* — фронд вольфиелли, сильно вытянутый в длину с 1 сохранившимся латеральным цветочным кармашком, оси материнского и дочернего фрондов еще совпадают; *12* — смещение щелевидного входа в кармашек почкования в бок обеспечило возможность образования многочленных погружающихся колоний, как это имеет место у вольфиелли звездчатой. *ко* — корень; *с* — семядоля; *л* — лист; *ст* — стебель; *кп* — конус нарастания побега; *п* — пестик; *т* — тычинка; *ця* — цветочная ямка; *вк* — вегетативный кармашек; *мф* — материнский фронд; *дф* — дочерний фронд фронда, в перегородке, делящей воздушные камеры на 2 слоя. Н. И. Кауфман (1868) отмечал базипетальный рост фронда. Характерно также появление молодых растений из левого и правого кармашков фрондов, что напоминает распускание вегетативных почек в пазухах очередных листьев. Известно также периодическое возрастание размеров появляющихся фрондов, сопровождающееся затем сокращением их.

Карликовость рясковых оказалась полезной для жизни в новых условиях среды и закрепилась наследственно. Малые размеры способствовали сохранению вида даже там, где в результате иссушения водное растение более крупных размеров было обречено на гибель. Незначительного углубления на дне водоема с сохранившейся влагой оказывалось достаточным, чтобы растение оставалось в живых и через 10—15 дней после первого же дождя возобновляло нормальную жизнедеятельность, а во время весенних разливов, следуя с паводковой водой, занимало новые жизненные пространства. Для выживаемости вида у неукореняющихся растений большое значение имела способность их к быстрому вегетативному размножению. Это свойство наряду с карликовостью закрепляется у рясковых наследственно. Отсюда становятся понятными исключительные морфологические и биологические особенности представителей этого семейства.

Фронд бескорневых вольфий и вольфиелль. появляется как результат дальнейшего совершенствования организма в связи с приспособлением к водной среде обитания. Вольфии и вольфиелли полностью утратили корни, а у других рясковых корни сохраняются там, где они способны выполнять какую-нибудь из трех следующих функций:

1) Всасывание питательных веществ — функция, которая носит остаточный характер и перешла ко всей поверхности фронда.

2) Погружение растений под воду с наступлением холодов. В связи с этой последней функцией следует заметить, что Вентежу (Vintejoux, 1959) обнаружил в корнях ряски малой продольные полости двух родов: воздушные внутри корня и водные между корневым чехликом и телом корня. Он не пытался дать наличию этих образований экологическое толкование. Мы связываем наличие таких полостей со способностью рясок погружаться при наступлении холодов. Нам приходилось наблюдать, как ряска горбатая, обладающая самым длинным корнем среди рясок (до 16 см), с приближением зимы не только образовывала зимующие почки, но и опускалась под водную поверхность настолько, что оставался возможным фотосинтез даже в скудные осенние солнечные дни, когда тонкая корка льда, еще не засыпанная снегом, пропускает солнечные лучи. Корни рясок при этом оказывались переплетены так, что зеленые растения были подобно парашюту со стропами в виде корней. Вероятно, к этому времени воздушные полости в корнях у рясок сокращаются и увеличивается емкость водных полостей настолько, что плавающие растения погружаются и под водой продолжают активную жизнедеятельность.

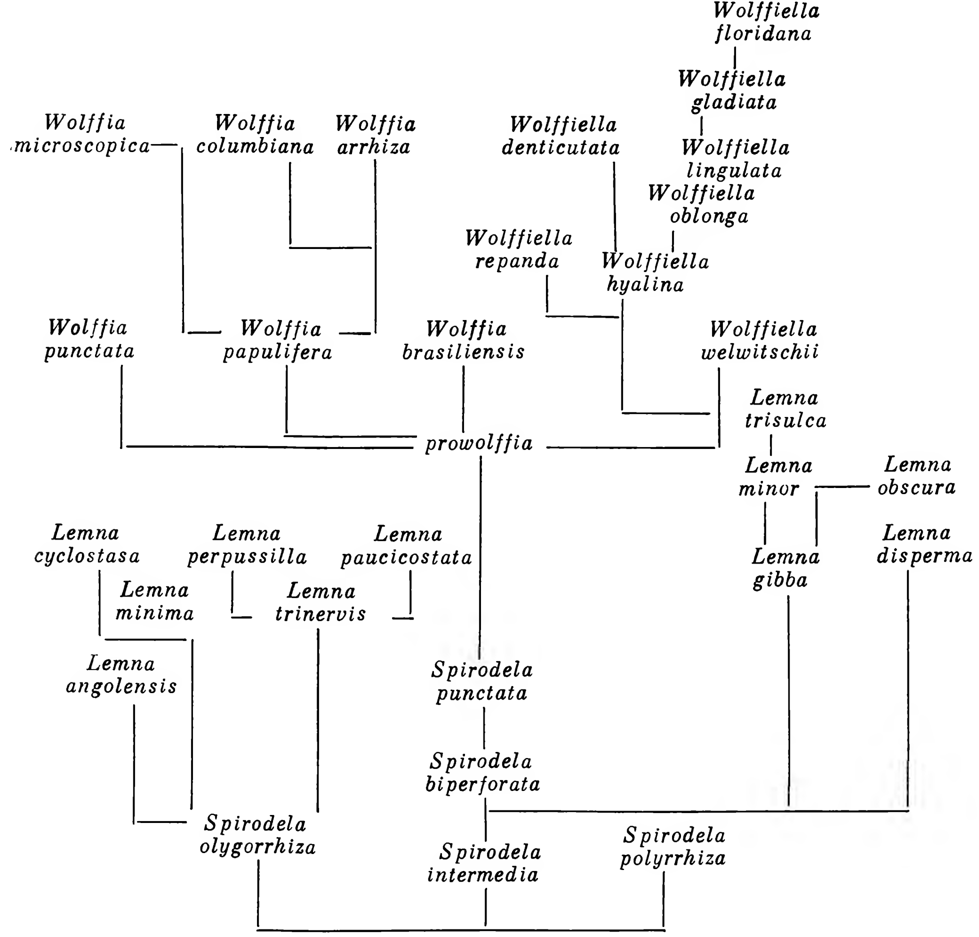
3) Функция сохранения равновесия. Вольфии и вольфиелли — это тропические и субтропические организмы, где не бывает низких температур и они не нуждаются в сезонном погружении под воду. Подобная функция корней у них отпадает полностью, не нужны им корни и как органы питания, поскольку всасывание питательных веществ происходит через всю поверхность тела этих растений. Третья функция корней (придавать устойчивое положение плавающим растениям) у вольфий и вольфиелль перешла к самому фронду; все вольфии шаровидны в нижней части, а у вольфии микроскопической эта часть фронда даже вытянута в виде несоразмерно развитого паренхматозного конуса. У вольфиелль устойчивость обеспечивается благодаря образованию лентовидными растениями арок с опущенными в воду тонкими концами; арки образуются соединенными парами фрондов или исходным фрондом и длинным «черешком», свисающим из кармашка почкования, при помощи которого обособившийся фронд удерживался прежде на материнском фронде.

Тропические бескорневые рясковые могли развиться из корневых форм, утративших корень и сделавших поворот в воде на 90° (рис. 3, *7—10*). Такой поворот защищал цветочные органы от попадания воды гораздо надежнее, чем «спата» рясок. При этом пестик и тычинка появляются из кармашка почкования, обращенного в воздух. Это углубление на обращенной в воздух стороне фронда вольфиевых и стали называть цветочной ямкой. В цветочной ямке молодые фронды не образуются, потому что с первого же момента своего существования они нуждаются в воде. Таким образом, по нашим представлениям, цветочная ямка бескорневых рясковых и кармашек почкования корневых рясковых — органы гомологичные. В цветочной ямке теперь уже не могла появиться «спата», поскольку это самый молодой фронд, заключающий цветочную почку (Иванова, 1969). Вот почему мы не находим следов «спаты» у вольфии и вольфиелль. Второй же кармашек почкования оказался обращенным в воду и по-прежнему производил молодые растения. У более примитивных представителей он сохраняет вид продольной щели, обращенной в воду.

Мы располагаем некоторыми доказательствами в пользу подобной трактовки происхождения фронда бескорневых рясковых. Известно, что фронд вольфий и вольфиелль производит вдвое меньше дочерних образований, чем фронд рясок и спиродель. У вольфии из единственного кармашка почкования может появиться 5—6 последовательных фрондов, у рясок из двух кармашков появляется попеременно 12—13 фрондов. У вольфии известны рудиментарные устьица, встречающиеся иногда на боковых, погруженных в воду стенках фрондов. Они могли сохраниться из развитых устьиц рясок, у которых устьица регулярно встречаются на поверхности фронда, обращенной в воздух. Молодые почки вольфии в отличие от рясок, по мнению некоторых исследователей (Hegelmaier, 1868; Lawalreé, 1943), совершают поворот оси из вертикального положения в горизонтальное, что может быть объяснено также происхождением их из аналогичных почек рясок, претерпевших вместе с фрондом поворот на 90°. Обращенный в воду кармашек почкования провольфии, как мы назвали гипотетического предка рясковых, постепенно смещался к базальному концу фронда. Этим мы объясняем существование у бескорневых рясковых различных по форме их устьев кармашков вегетативного почкования, от продольно-щелевидного устья у вольфиелли Вельвича к округлому у вольфии бескорневой и к поперечно-щелевидному у вольфии микроскопической и вольфиелли выемчатой. Остается добавить немного об эволюции фронда вольфиелль. Обитание в олиготрофных водоемах, где рясковые нуждались в увеличении всасывающей поверхности, по всей вероятности, обусловило плоскостной рост и преобладание роста тела в длину. Появились фронды, типичные для вольфиелль. Для фронда вольфиелль свойственно наличие 1—2 продолговато-овальных цветочных ямок, расположенных латерально от продольной оси фронда, тогда как у вольфий расположение цветочных ямок медианное. Вольфиелли могли возникнуть из фронда вольфии, у которого был сильно выражен плоскостной рост. Это могло привести к разделению кармашка почкования на 2 продолговато-овальные части, вначале разделенные тонкой перегородкой. Затем эта же особенность роста могла привести к образованию треугольного, плоского, поперечно-щелевидного кармашка почкования вольфиелль. В этом отношении вольфиеллю Вельвича следует рассматривать как живое ископаемое. Преобладание роста в длину привело к формированию современных лентовидных вольфиелль с их единственной боковой цветочной ямкой (вторая редуцировалась) и с совпадающими по оси материнскими и дочерними фрондами (рис. 3, *11*). Из подобных форм могли появиться колонии типа вольфиелли звездчатой, когда за счет смещения устья кармашка почкования в бок от оси и серповидной формы фронда оказалось возможным образование колесовидных колоний (рис. 3, *12*), способных погружаться в воду за счет органических остатков, задерживающихся в клубочках колоний.

Исходя из изложенного, мы отказываемся от общепринятого редукционного ряда: спироделя—ряска—вольфиелля—вольфия и считаем более правильной специализацию в ряду: спироделя—ряска—вольфия—вольфиелля. Между подсемействами и родами у рясковых связь становится, таким образом, очевидной. При этом нетрудно выявить первичные и вторичные признаки в строении рясковых и заключить анализ впервые составленным для семейства вариантом филогенетической системы на уровне вида (см. схему филогенетических связей *Lemnaceae* и перечень характеризующих признаков).

Схема филогенетических связей в сем. *Lemnaceae* S. Gray



Подсемейство лемновые

Первичные признаки	Вторичные признаки
1. Плоские фронды	Вздутые фронды
2. Цепочки, плавающие на поверхности	Погруженные цепочки
3. Большое число корней	Малое число корней
4. Открытое покрывало	Мешковидное покрывало
5. Три тычинки	Две тычинки
6. Большое число семяпочек	Небольшое число семяпочек
7. Анатропные семяпочки	От гемианатропных до ортотропных семяпочек
8. Короткий корень	Длинный корень

Подсемейство вольфиевые

Первичные признаки	Вторичные признаки
1. Эллипсовидные фронды	Шаровидные и лентовидные фронды
2. Плавающие	Погруженные

3. Продолговато-овальное устье кармашка почкования	Поперечно-щелевидное устье кармашка почкования
4. Устьица на боковых стенках	Отсутствие устьиц на боковых стенках
6. Одна цветочная ямка	Две цветочные ямки
5. Слабо развитый «черешок»	«Черешок» в виде корнеподобного выроста
7. Медианное положение цветочной ямки	Латеральное положение цветочной ямки
8. Оси материнского и дочернего фрондов совпадают	Оси материнского и дочернего фрондов не совпадают

По поводу созданного нами варианта филогенетической системы семейства рясковых мы должны заметить, что, работая над нею, мы все более ощущали значительные пробелы в накопленных прежде сведениях о видах семейства. Так, при описании видов спиродель упущены данные о соответствии числа жилок количеству корней, о степени открытости «спаты». Поэтому, помещая спироделю промежуточную в основе системы, мы ожидаем, что у этого вида будущие исследователи обнаружат открытую спату. Мы сочли возможным поместить этот вид в основе системы потому, что он обладает менее редуцированной корневой системой и обладает точечной пигментацией, т. е. признаком, широко свойственным ряду рясок, вольфий и вольфиелль, а также способностью образовывать выпуклые снизу фронды.

Для некоторых видов рясок остается неизвестной длина корня, характер спаты, сравнительная асимметрия фронда, мало известно о строении кармашков почкования и их направленности к воде у вольфии, мало сведений о степени совмещения осей материнского и дочернего фрондов у вольфиелль, о расположении цветочных ямок и их строении. Сведения же по экологии видов являются слишком скудными, чтобы можно было использовать их при решении вопросов филогении семейства.

Мы надеемся, что интересующиеся изучением семейства рясковых учтут высказанные в данной статье соображения по поводу возможного характера дальнейших исследований семейства.

ЛИТЕРАТУРА

Васильченко И. Т. (1965). Неотенические изменения у растений. — Григорьев Ю. С. (1959). О методе экологических исследований в связи с проблемой органической целесообразности. Бот. ж. 44, 11. — Иванова И. Е. (1969). Новые наблюдения над цветением рясок. Вопросы антэкологии. — Иванова И. Е. (1970). Некоторые особенности цветения и опыления рясок (*Lemnaceae* S. Gray). Бот. ж., 55, 5 — Кауфман Н. И. (1868). О восходящих осях некоторых рясок (*Lemnaceae*). В кн.: Съезд русских естествоиспытателей в С.-Петербурге, 1. — Ростовцев С.И. (1905). Биолого-морфологический очерк рясок. — Тахтаджян А. Л. (1943). Соотношение онтогенеза и филогенеза у высших растений. Тр. Ереванск. гос. унив., XXII. — Чистяков И. Д. (1870). Опыт сравнительно-анатомического исследования стебля некоторых *Lemnaceae*. — Daubse E. (1965). A monograph of *Lemnaceae*. — Engler A. (1889). *Lemnaceae* (Wasserlinsen). A. Engler u. K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2, 3. — Harrison D., E. Beal. (1964). The *Lemnaceae* (duckweeds) of North Carolina. J. Elisha Mitchell Sci. Soc., 80. — Hegelmaier F. (1868). Die Lemnaceen. — Hicks L. (1937). The *Lemnaceae* of Indiana. Amer. Midl. Naturalist. 18. — Lawalrée A. (1943). La multiplication végétative des Lemnacees. Cellule, 54, 3. — Lawalreé A. (1954). La position systematique des *Lemnaceaes* et leur classification. Bull. Soc. Roy, Bot. Belg., 77, 2. — Maheshwari P., N. Kepil. (1963). Morphological and embryological studies of the *Lemnaceae*. II. Amer. J. Bot., 50, 9. — Schulz Br. (1962). Wasserlinsen. — Vintejoux Col. (1959). Recherches sur la racine de *Lemna minor* L. (*Lemnaceae*) Ann. Sci. Natur., Bot. et Biol. Végét. 19, 2.

Костромской
педагогический институт.

(Получено 28 XI 1972).

SUMMARY

In the article the concepts of the evolution of the fronde *Lemnaceae* are developed, on the basis of which the primary and the secondary characters for the *Lemnaceae* fronde are outlined, and a scheme of phylogenetic interrelations between genera and species is suggested. The substitution of the commonly accepted reductional row: *Spirodela* — *Lemna* — *Wolffiella* — *Wolffia* by the evolutional row: *Spirodela* — *Lemna* — *Wolffia* — *Wollffiella* is proposed.

УДК 582.036 : 581.17 : 582.31/9. (213.2)

Т. В. Фалькова

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТИ КЛЕТОК ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ СУБТРОПИКОВ СРЕДИЗЕМНОМОРСКОГО ТИПА

T. V. FALKOVA. SEASONAL CHANGES OF THERMORESISTANCE OF HIGHER PLANTS' CELLS IN CONDITIONS OF SUBTROPICS OF MEDITERRANEAN TYPE

Рассмотрен характер сезонных изменений теплоустойчивости клеток листьев двух вечнозеленых и четырех листопадных кустарников в условиях полусухого субтропического климата Южного берега Крыма.

Постоянство протоплазматической теплоустойчивости растений в природных условиях отмечено лишь у немногих видов (Александров и др., 1964; Bauer, 1970). В большинстве случаев широкое варьирование внешних и внутренних факторов обусловливает разнообразие сезонных изменений устойчивости растительных клеток к нагреву. В настоящее время не представляется еще возможным полно охарактеризовать колебания теплоустойчивости растительных клеток в различных климатических зонах. Отчасти это вызвано малой изученностью изменений протоплазматической устойчивости к нагреву в естественных условиях в годичном цикле, а также разнообразием использованных авторами методов.

Сезонные изменения первичной теплоустойчивости клеток [1] высших растений исследованы лишь в некоторых пунктах лесотундры, зоны умеренного климата и в Средней Азии.

На севере зоны умеренного климата, в Ленинграде и в Кировске, у многих растений четко выражен зимний максимум устойчивости клеток к нагреву, совпадающий во времени с максимумом устойчивости к холоду (Александров и др., 1959; Александров и др., 1964).

В условиях жаркого резко континентального климата Средней Азии у растений наблюдается максимум теплоустойчивости клеток в летние месяцы (Александров, Язкулыев, 1961; Язкулыев, 1970). При этом с наступлением знойных дней обнаруживаются четкие суточные колебания устойчивости клеток к нагреву. К вечеру жаркого дня теплоустойчивость клеток может увеличиться на 1—5° (Язкулыев, 1964а, б, 1970; Шухтина, 1965). За ночь, однако, закаленное состояние клеток в значительной степени утрачивается и устойчивость их к нагреву снижается почти до исходного уровня. Систематические исследования теплоустойчивости растительных клеток в зимнее время в данной области пока отсутствуют. Имеются лишь проведенные А. Язкулыевым (1964б) единичные измерения, показавшие, что зимой в ответ на заморозки устойчивость растительных клеток к нагреву повышается.

Сезонные изменения протоплазматической теплоустойчивости растений исследовались и за рубежом, однако заграничные авторы использовали в основном метод О. Ланге (Lange, 1961), который позволяет оценить не первичную, а «общую теплоустойчивость клеток».[1] Несмотря на различие методов, результаты наблюдений зарубежных и отечественных исследователей во многом совпадают. На севере зоны умеренного климата, в Шотландии, так же как в Ленинграде, максимум протоплазматической теплоустойчивости растений отмечен зимой (Bannister, 1970). В областях с более теплым летом и холодной зимой — в Центральной Европе, близ Геттингена, в Австрии (в Вене и Инсбруке) и в Северной Аризоне — повышение теплоустойчивости растений можно наблюдать и летом, и зимой (Jameson, 1961; Lange, 1961; Kappen, 1964; Schwarz, 1969; Bauer, 1970). В аридных и полуаридных областях западной Австралии увеличение протоплазматической теплоустойчивости 10 дикорастущих видов отмечено летом с нарастанием почвенной и воздушной засухи (Hellmuth, 1968, 1971).

---

[1] Под первичной теплоустойчивостью понимается та устойчивость клеток к нагреву, которая выявляется сразу после действия сильных краткосрочных нагревов, когда клетка не успевает активно противодействовать повреждению (Александров, 1963).

Области субтропиков средиземноморского типа изучены в меньшей степени. Р. Библь в своей монографии (1965) приводит данные Кониса (Konis, 1950), изучавшего теплоустойчивость растений маквиса в окрестностях Иерусалима. Конис, однако, не вел наблюдений за сезонными колебаниями теплоустойчивости растений. Вместе с тем климат субтропиков средиземноморского типа характеризуется рядом особенностей по сравнению с уже исследованными областями, что может найти свое отражение в своеобразии сезонных и дневных изменений теплоустойчивости.

Цель настоящей работы — выявить характер и ведущие факторы сезонных колебаний теплоустойчивости клеток некоторых дикорастущих и интродуцированных кустарников в условиях полусухого субтропического климата Южного берега Крыма.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектами исследования служили 2 дикорастущих вида — терн *Prunus spinosa* L. (*Rosaceae*), сумах *Rhus coriaria* L. (*Anacardiaceae*) и 4 интродуцированных — дафна *Daphne laureola* L. (*Thymelaeaceae*) жимолости — *Lonicera japonica* Thunb., *L. korolkovii* Stapf и *L. xylosteum* L. (*Caprifoliaceae*). Дафна и жимолость японская — вечнозеленые кустарники, остальные — листопадные. Выбор объектов был обусловлен не только задачами работы, но также и удобством микроскопирования.

Регистрировались устойчивость клеток к пятиминутным и более продолжительным нагревам, холодоустойчивость, протоплазматическая устойчивость к обезвоживанию, водный дефицит и температура листьев.

Первичная теплоустойчивость клеток характеризовалась минимальной температурой в момент остановки движения протоплазмы после пятиминутного прогрева (Александров, 1956). Для этого кусочки листьев размером 0.6×0.6 см инфильтрировались водопроводной водой в стеклянном шприце Люэра (Александров, 1954), а затем прогревались в течение 5 минут в водяном ультратермостате типа NBE при строго заданной температуре. Колебания температуры в термостате не превышали ±0.05°. Интервал между последовательными нагревами составлял 0.4°. После прогрева кусочки листьев целиком помещались под покровное стекло в каплю воды и просматривались на микроскопе МББ—1А с помощью водных иммерсионных объективов (апохромат×70 ап. 1.23 и ахромат×40 ап. 0.75) при комнатной температуре. Наличие или отсутствие движения протоплазмы определялось по поведению сферосом.

Сезонные изменения первичной теплоустойчивости клеток выросших листьев регистрировались через каждые 7—10 дней с VI по XI[2] на протяжении 1967—1971 гг., для вечнозеленых видов — через каждые 7 дней с VI 1970 г. по V 1972 г. Повторность измерений в каждом опыте шестикратная.

---

[1] В отличие от первичной оценки общей теплоустойчивости проводится не сразу после тестирующего прогрева, а спустя несколько дней, в течение которых клетка может активно противодействовать повреждению.

[2] Здесь и далее месяцы обозначены римскими цифрами.

Помимо регистрации первичной устойчивости к нагреву, 3—4 раза за вегетационный период 1970 года снимались кривые теплоустойчивости клеток, показывающие зависимость температуры остановки движения протоплазмы от продолжительности нагрева. Продолжительность нагревов была от 5 до 1000 минут. Поскольку при длительных температурных воздействиях (более 20 минут) инфильтрация листьев вызывает дополнительные повреждения, прогрев сроком 10 и более минут осуществлялся на неинфильтрированных целых листьях. Инфильтрация кусочков листьев проводилась непосредственно перед микроскопированием.

Реальный водный дефицит листьев определялся методом О. Штокера (Stoker, 1929), а в 1971 г. — методом И. Чатского (Catský, 1960). Пробы листьев для определения реального водного дефицита брались в те же самые сроки, когда оценивалась теплоустойчивость клеток, 3 раза за день (в 7—8, 11—12 и в 16—17 час.). Для уменьшения потерь воды в результате транспирации срезанные листья переносились в лабораторию в полиэтиленовых пакетах.

Устойчивость к обезвоживанию характеризовалась сублетальным водным дефицитом. За величину его принимался тот водный дефицит, который, по визуальным наблюдениям, повреждал не более 5% листовой поверхности (Höffler и др., 1941). Температура воздуха и листьев регистрировалась с помощью микроэлектротермометра в те же дни, когда определялись теплоустойчивость клеток и водный дефицит листьев. Измерения проводились 3—4 раза за день с 7 до 17—18 час. при 5—15-кратной повторности. Для определения температуры листьев микротермистор прикреплялся на зажимах к нижней поверхности листовой пластинки. Температура воздуха в тени регистрировалась вблизи тех же самых листовых пластинок.

При определении протоплазматической холодоустойчивости листья промораживались в холодильной камере «Feutron» в течение 10 час. при температурах 13° (для жимолости японской) и 19° (для дафны). Пробы листьев, собранные с участков, помещались в бумажных пакетах в холодильные камеры при температуре 5—10°. Понижение температуры до —13—19°, а затем повышение ее по окончании промораживания осуществлялось со скоростью 2° в час. Оценка повреждений проводилась сразу после промораживания, при этом определялось процентное отношение площади поврежденных участков к общей листовой поверхности. Число листьев в пробах — не менее 30.

Опыты и наблюдения были проведены в арборетуме и в окрестностях Никитского ботанического сада в период с 1966 по 1972 г. Территория арборетума типична для большей части Южного берега Крыма. Естественная растительность, климат и почвы Южного берега позволяют отнести этот район к области средиземноморских полусухих субтропиков (Козлов, 1959). Средняя температура самого холодного месяца на Южном берегу выше 0°. Средние из абсолютных годовых минимумов варьируют в различных пунктах побережья от —6.9 до —10.2°. В Никитском ботаническом саду абсолютный минимум возможен до —15°. Несмотря на мягкость зим, заморозки на Южном берегу Крыма наблюдаются ежегодно. Год в условиях субтропиков Крыма делят на 2 периода — холодный и теплый. Продолжительность холодного периода равна 5 месяцам (XI—III). В жаркие летние месяцы дневные температуры смягчаются морским бризом. Средняя температура самого теплого месяца (VII) не превышает 25°. Абсолютный максимум температуры не выше 37°. Осадков на Крымском побережье выпадает в среднем 554 мм, однако возможны значительные колебания этой величины в отдельные годы (Зац и др., 1966). Основная часть осадков выпадает зимой.

РЕЗУЛЬТАТЫ НАБЛЮДЕНИЙ

I. Изменение теплоустойчивости клеток в теплый период

Теплоустойчивость *Lonicera japonica*, *L. korolkovii* и *L. xylosteum*. Сезонные изменения первичной теплоустойчивости клеток трех видов жимолости были прослежены на протяжении теплых периодов

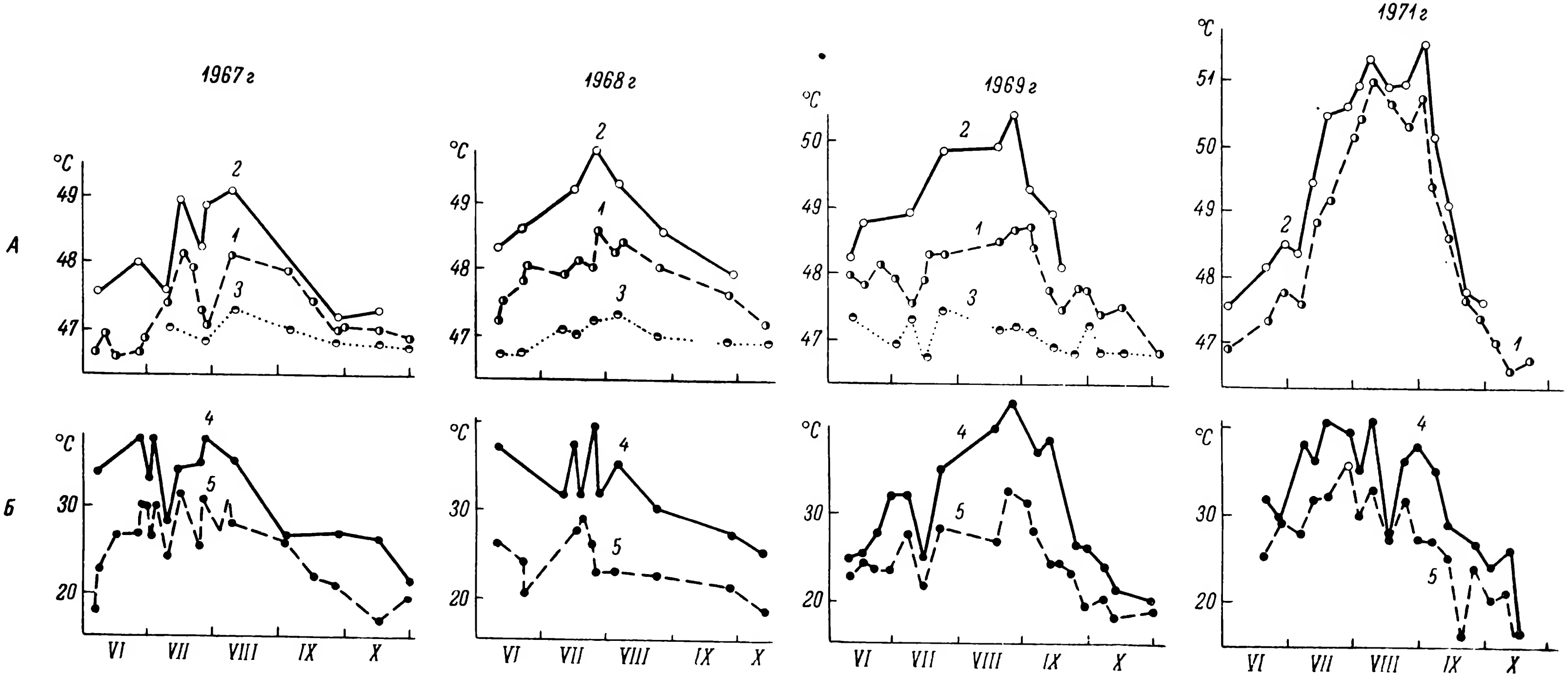


Рис. 1. Изменения первичной теплоустойчивости клеток *Lonicera japonica* Thunb. в течение теплых периодов 1967, 1968, 1969 и 1971 гг.

По оси абсцисс — месяцы; *по осям ординат*: *А* — температура вызывающая остановку движения протоплазмы после 5-минутного прогрева; *Б* — температура воздуха и листьев; *1* — теплоустойчивость клеток в 7 час. утра; *2* — теплоустойчивость клеток в 17 час.; *3* — теплоустойчивость клеток после 10—14-дневного выдерживания листьев при температуре 6—8°; *4* — максимальная температура листьев; *5* — максимальная температура воздуха

1967, 1968, 1969 и 1971 гг. Несмотря на некоторые различия в метеорологических условиях исследованных периодов (табл. 1), повышение устойчивости клеток к нагреву отмечалось ежегодно в наиболее жаркие и сухие месяцы — в VI—VIII. Однако величина летнего подъема теплоустойчивости в большой мере зависела от погодных условий. В менее жаркие годы (1967 и 1968) летний максимум теплоустойчивости клеток был выражен слабее, чем в годы с жарким и сухим летом.

ТАБЛИЦА 1

Краткая характеристика метеорологических условий теплых периодов 1967, 1968, 1969 и 1971 гг.

Год наблюдений	Максимальная температура воздуха (в °C)	Число дней с температурой воздуха выше		Количество осадков (в мм)		
		28°	30°	июнь	июль	август
1967	31.3	15	5	28.8	39.6	7.0
1968	34.3	12	3	41.8	12.8	8.4
1969	32.2	16	6	14.0	32.0	4.9
1971	37.0	28	22	49.0	7.0	8.0

Характер сезонных колебаний первичной теплоустойчивости клеток исследованных жимолостей был идентичен, поэтому подробно рассмотрим их только у жимолости японской. В 1967 г. рост листьев последней в длину и ширину прекратился в первой декаде VI.

В VI максимальная температура воздуха днем колебалась в пределах 16—27° и только в конце месяца максимум температуры достиг 31°. Устойчивость клеток выросших листьев к 5-минутному нагреву в утренние часы держалась на уровне 46.6—46.9° (рис. 1). В отдельные теплые солнечные дни, когда температура листьев, освещенных солнцем, превышала 27—30° (9 VI, 26 VI), наблюдалось увеличение теплоустойчивости клеток после полудня на 0.8—1.3°. Однако к утру следующего дня устойчивость клеток снижалась до исходного уровня.

В первой декаде VII в ответ на повышение температуры воздуха до 28—31° устойчивость клеток к 5-минутному нагреву в утренние часы возросла до 47.4±0.1°. В середине VII при вторичном повышении температуры среды остановка движения протоплазмы в клетках после 5-минутного прогрева утром была зарегистрирована при 48.1°. С 18 VII началось похолодание, максимальная температура воздуха днем снизилась до 25°, минимальная ночью — до 19°. Величина первичной теплоустойчивости клеток в утренние часы в этот период приближалась к исходной. 25 VII было жарко, безоблачно, максимальная температура воздуха достигла 30°, а листьев, освещенных солнцем, 37°. С повышением температуры листьев в течение дня устойчивость клеток к нагреву постепенно нарастала. Максимум теплоустойчивости их наблюдался в 18 час. и был равен 48.9° (рис. 2). За ночь теплоустойчивость клеток снизилась и после ночного температурного минимума была такой же, как в предыдущее утро.

Третье повышение температуры воздуха до 31° отмечено с 5 до 9 VIII 1967. Следствием его явилось увеличение устойчивости клеток в утренние часы до 48.1°. Похолодание в конце VIII вызвало снижение уровня теплоустойчивости клеток, продолжавшееся до конца IX. В прохладные дни увеличения первичной теплоустойчивости клеток после полудня не наблюдалось (рис. 2). В X—XI устойчивость клеток жимолости японской к 5-минутному нагреву держалась на уровне 46.8—47.0°.

В 1968 г. начало летнего подъема теплоустойчивости клеток было зарегистрировано 11 VI, при этом температура остановки движения протоплазмы после 5-минутного прогрева была более высокой — 47.5°. Температура листьев, освещенных солнцем, в начале VI часто превышала

30° и временами приближалась к 37°. С нарастанием температуры среды и листьев утренний уровень теплоустойчивости клеток увеличивался, достигнув 24 июля в 8 час. утра 48.6°. Максимум устойчивости клеток к 5-минутному нагреву в послеполуденные часы (49.8°) был отмечен 23 VII при температуре листьев 39°. После похолодания в конце VII первичная теплоустойчивость снизилась, приблизившись к середине X к исходному уровню. В 1968 г., так же как и в предыдущем, в дни, когда температура листьев превышала 27°, теплоустойчивость клеток увеличивалась на 0.6—1.8°.

В 1969 г. подъем устойчивости клеток к нагреву начался с конца V. Максимум теплоустойчивости клеток (48.7° утром и 50.4° после полудня) был отмечен 24 VIII при температуре листьев 31—39°. Спад протоплазматической теплоустойчивости начался с 3 X. Небольшое снижение утреннего уровня теплоустойчивости клеток (с 48.1 до 47.5°) было отмечено в ответ на похолодание с 28 VI по 4 VII, когда минимальная температура воздуха ночью упала до 14°, а максимальная днем не превышала 22°.

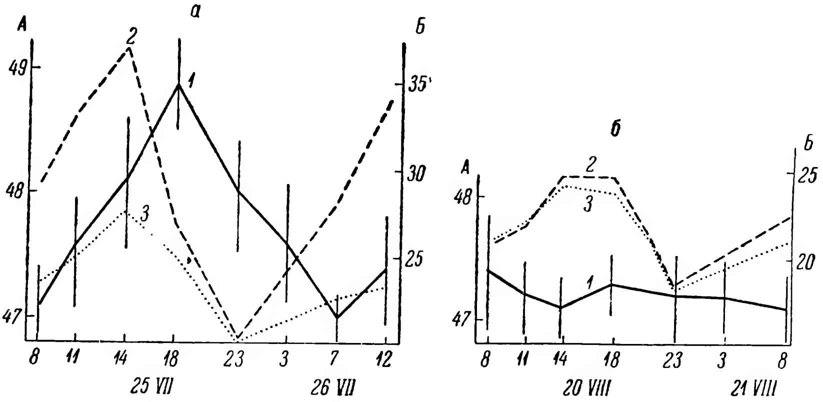


Рис. 2. Дневные изменения первичной теплоустойчивости клеток *Lonicera japonica* Thunb. в дни с закаляющими (*а*) и незакаляющими (*б*) температурами (1967 г.)

По оси абсцисс — часы суток; *по осям ординат:* *А* — температура, вызывающая остановку движения протоплазмы после 5-минутного прогрева; *Б* — температура воздуха и листьев. *1* — устойчивость клеток к 5-минутному нагреву; *2* — температура листьев; *3* — температура воздуха

В наиболее засушливом 1971 г. подъем устойчивости клеток к 5-минутному нагреву был отмечен с 21 VI (рис. 1). Со второй половины VII на Южном берегу Крыма установилась жаркая сухая погода. Сильный суховей наблюдался с 28 VII по 11 VIII. 15 дней подряд на побережье относительная влажность воздуха днем составляла всего 17—30%, температура воздуха днем была 31—37°, а ночью часто не опускалась ниже 26—27°. Первичная теплоустойчивость клеток жимолости японской в этих условиях возросла до рекордных величин — до 51.0° в утренние часы и до 51.6° после полудня. Осенний спад теплоустойчивости клеток начался с 24 VIII и продолжался до 4 X. В X устойчивость клеток приблизилась к исходному уровню. Дневные колебания теплоустойчивости клеток в 1969 и 1971 гг. наблюдались только в дни с температурой листьев выше 27—28°. Как уже упоминалось, изменения теплоустойчивости клеток жимолостей Королькова и обыкновенной в течение 1967—1971 гг. были аналогичны таковым жимолости японской. Различия между видами выразились только в абсолютных величинах устойчивости клеток к нагреву.

Теплоустойчивость *Prunus spinosa*, *Rhus coriaria*, *Daphne laureola*. Сезонные колебания теплоустойчивости клеток терна, сумаха и дафны были прослежены на протяжении теплого периода 1970 г. К концу V рост листьев упомянутых растений был завершен. Определение устойчивости клеток к 5-минутному нагреву начато со второй декады VI. В VI максимальная температура воздуха днем колебалась в пределах 20—25° и лишь в редкие дни достигала 26—27°, минимальная ночью не превышала 17.5°. В этих условиях первичная теплоустойчивость дафны, терна и сумаха почти не изменялась. Утренний уровень устойчивости клеток к 5-минутному нагреву был близок к исходному (рис. 3). С первой декады VII началось потепление. На протяжении VII было отмечено 18 дней с максимальной температурой воздуха выше 28°. Жаркая погода с максимальной температурой воздуха до 30° наблюдалась и в VIII. Подъем устойчивости клеток к нагреву начался с первой декады VII и продолжался для сумаха до 10 VIII, для терна — до 21 VIII, для дафны — до 26 VIII. Осенний спад теплоустойчивости клеток зарегистрирован с конца VIII. К середине X устойчивость клеток к нагреву достигла исходного уровня. В жаркие дни, когда температура солнечных листьев превышала 27—30°, отмечалось увеличение первичной теплоустойчивости клеток после полудня на 0.7—1.8°.

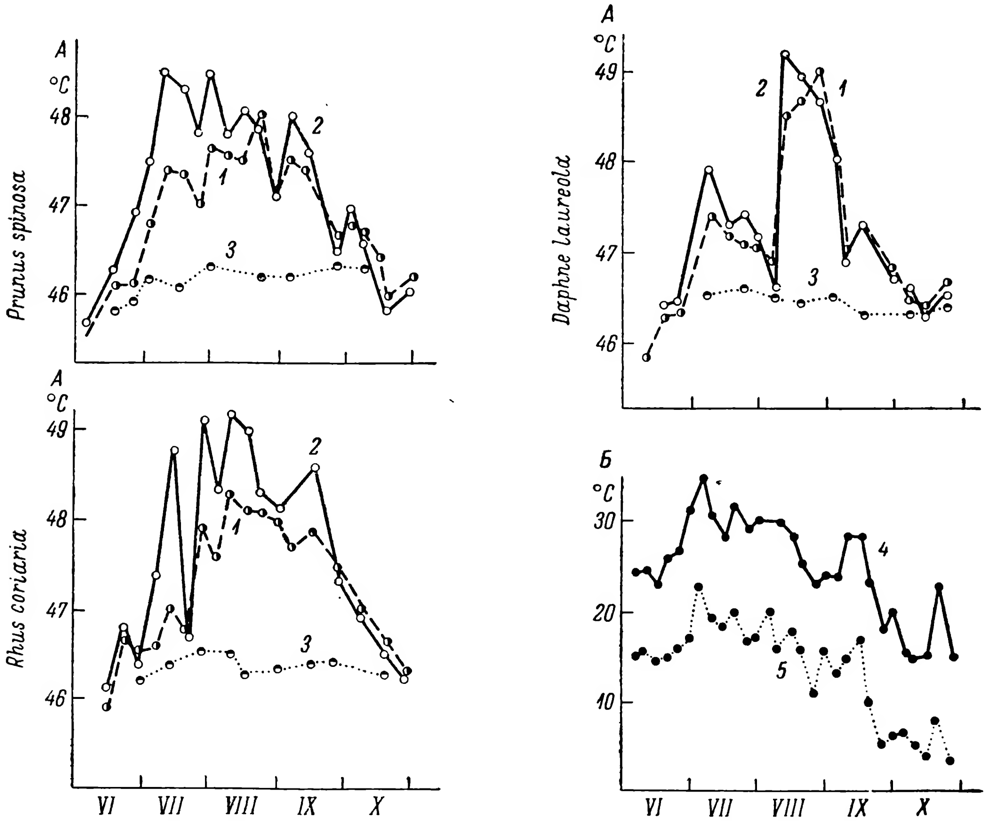


Рис. 3. Изменения первичной теплоустойчивости клеток в течение теплого периода 1970 г.

По оси абсцисс — месяцы; *по осям ординат*: *А* — температура, вызывающая остановку движения протоплазмы после 5-минутного прогрева; *Б* — температура воздуха. *1* — теплоустойчивость клеток в 7 час. утра; *2* — теплоустойчивость клеток в 17 час.; *3* — теплоустойчивость клеток после 10—14-дневного выдерживания листьев при температуре 6—8°; *4* — максимальная температура воздуха *5* — минимальная температура воздуха

Резюмируя обзор сезонных изменений теплоустойчивости клеток, можно сказать, что у всех исследованных видов на протяжении 1967—1971 гг. наблюдался летний подъем первичной теплоустойчивости, совпадающий по времени с повышением температуры воздуха и листьев. В течение теплого периода изменяется устойчивость клеток не только к 5-минутным, но и к более продолжительным нагревам, что выявилось при анализе кривых теплоустойчивости, снятых для всех исследованных видов в 1970 г. Поскольку кривые теплоустойчивости довольно сходны, приводим их только для трех видов — жимолости обыкновенной, жимолости Королькова и дафны. Как видно из рис. 4, устойчивость клеток к нагревам любой продолжительности от 5 минут до 16 час. в VIII была выше, чем в начале лета и осенью. При этом вся кривая теплоустойчивости, в том числе и зона перелома, показывающая включение репараторных процессов (Александров, 1956), сдвинута в область более высоких температур на 2—3°.

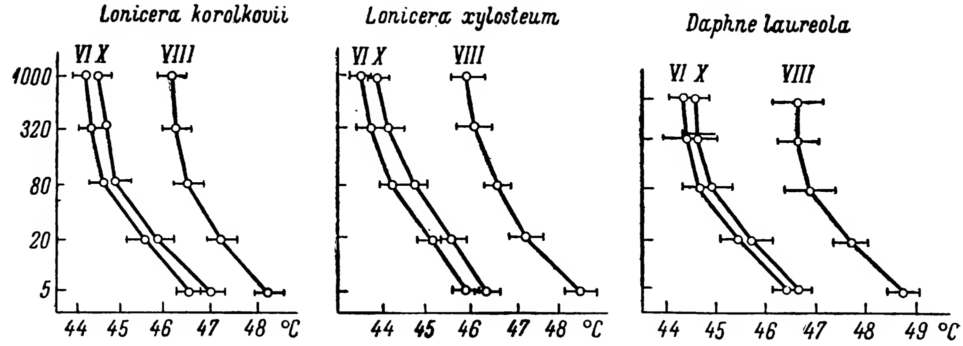


Рис. 4. Кривые теплоустойчивости клеток в июне, августе, октябре; опыты 1970 г.

По оси абсцисс — температура прогрева; *по оси ординат* — продолжительность сохранения движения протоплазмы в минутах (в логарифмическом масштабе). *Горизонтальные линии* — доверительные интервалы при доверительной вероятности 0.95

Анализ факторов, вызывающих изменения теплоустойчивости клеток в теплый период (обсуждение результатов)

При рассмотрении причин сезонных колебаний протоплазматической теплоустойчивости растений чаще всего указывают на следующие факторы:

1) ростовые процессы (Александров и др., 1959; Lange u. Schwemmle, 1960; Lange, 1961; Горбань, 1962; Kappen, 1964; Шухтина, 1965; Bauer, 1970);

2) эндогенные ритмы (Schwemmle u. Lange, 1959; Kappen, 1964; Schwarz, 1968);

3) интенсивность освещения (Sapper, 1935; Maier, 1971);

4) продолжительность дня (Biebl, 1967; Schwarz, 1968, 1969, 1970; Biebl u. Maier, 1969; Bauer, 1970; Maier, 1971);

5) высокие температуры (Александров, 1956, 1963; Александров, Фельдман, 1958; Lange, 1961; Шухтина, 1964, 1965; Язкулыев, 1964а, б; Biebl u. Maier, 1969; Alexandrov и др., 1970);

6) влажность воздуха и водный баланс растений (Sapper, 1935; Lange, 1961; Завадская, Денько, 1966, 1968; Kappen, 1966; Biebl. u. Maier, 1969; Завадская, Шухтина, 1971).

Влияние ростовых процессов на протоплазматическую теплоустойчивость исключалось тем, что в анализ брались только выросшие листья. Рост листьев среднего яруса в длину и ширину прекращался в конце V—начале VI. Определение теплоустойчивости клеток листьев данного яруса начиналось в первой—второй декаде VI, т. е. через 7—8 дней после зарегистрированной остановки роста листьев.

Несмотря на имеющиеся в литературе указания, нами не обнаружено какой-либо зависимости сезонных колебаний теплоустойчивости клеток от фазы развития растений. Так, например, сроки цветения дафны и сумаха существенно различны: дафна цветет в III, а сумах — в конце VI—начале VII. Тем не менее летний подъем теплоустойчивости отмечен у них в одно и то же время: в VII—VIII. Подобный пример с двумя дикорастущими злаками Туркмении, арундо и селином, приводит А. Язкулыев (1964а).

Эндогенная ритмика, возможно, оказывает действие на устойчивость клеток к нагреву, но влияние ее невелико. Доказательством этого служат следующие факты: 1) резкое снижение теплоустойчивости клеток в отдельные периоды в ответ на понижение температуры или выпадение осадков; 2) относительное постоянство теплоустойчивости клеток листьев, собранных в разное время летне-осеннего периода и выдержанных в течение 10—14 дней при низкой положительной температуре (рис. 1, *3*).

В природе солнечная радиация, продолжительность дня, относительная влажность и температура воздуха действуют на растительные клетки одновременно. Поэтому для вычленения влияния каждого из этих факторов был проведен корреляционный анализ полученных данных. Подсчет частных коэффициентов корреляции выявил наиболее существенное влияние температуры (табл. 2). Статистически оправданное влияние относительной влажности воздуха отмечено для двух видов — жимолости японской и терна, а продолжительности дня — для одной ж. японской.

ТАБЛИЦА 2

Корреляция между теплоустойчивостью клеток и некоторыми метеофакторами

Вид	Частные коэффициенты корреляции между устойчивостью клеток к пятиминутному прогреву			
	с максимальной температурой воздуха	с относительной влажностью воздуха	с продолжительностью дня	с приходом суммарной солнечной радиации
Lonicera japonica	+0.78 *	—0.43 *	—0.47 *	+0.25
L. korolkovii	+0.47 *	—0.18	+0.09	—0.12
L. xylosteum	+0.27 *	—0.08	—0.13	—0.05
Daphne laureola	+0.61 *	—0.07	—0.12	—0.22
Rhus coriaria	+0.79 *	—0.19	—0.15	—0.37
Prunus spinosa	+0.70 *	—0.56 *	—0.09	—0.23

Влияние прихода суммарной солнечной радиации (в ккал/см^2 за день) на сезонные изменения теплоустойчивости клеток исследованных видов несущественно. В литературе имеются указания, что сокращение длины дня зимой и осенью повышает протоплазматическую теплоустойчивость растений (Schwarz, 1968, 1969, 1970; Biebl u. Maier, 1969; Bauer, 1970; Maier, 1971). Искусственно сокращенный день может повысить устойчивость растений к нагреву и летом (Biebl, 1967; Biebl u. Maier, 1969). Полагают, что день определенной продолжительности индуцирует состояние покоя, вследствие чего повышается общая устойчивость организмов. Это объяснение, однако, неприемлемо для описанного нами случая, поскольку осенью при дальнейшем сокращении длины дня и постепенном угасании активной вегетации растений устойчивость их клеток к нагреву снижается до исходного уровня.

Влияние температуры на первичную теплоустойчивость клеток. В обзоре сезонных изменений теплоустойчивости клеток указывалось, что подъем устойчивости клеток к нагреву следовал обычно за повышением температуры воздуха и листа. Однако не любое повышение температуры среды вызывало статистически оправданное увеличение теплоустойчивости клеток. При колебаниях температуры от 8 до 28° изменения теплоустойчивости клеток в течение дня были несущественными (табл. 3). В жаркие солнечные дни, когда температура листа превышала 28°, средний уровень устойчивости клеток к 5-минутному нагреву после полудня был на 0.8 — 1.1° выше, чем утром. Следовательно, наблюдаемый нами летний подъем теплоустойчивости вызывается действием супероптимальных температур и является в значительной степени результатом тепловой закалки клеток. В дни, когда температура листьев превышала 38—40°, величина естественной тепловой закалки клеток снижалась. Особенно значительным это снижение было у жимолости обыкновенной. Так, например, в дни с максимальной температурой листьев 34—36° клетки повышали устойчивость к 5-минутному нагреву в среднем на 1.3°, а в дни с температурой листьев 38—40° — только на 0.5°. Этим и объясняется малая величина частного коэффициента корреляции между температурой и первичной теплоустойчивостью клеток жимолости обыкновенной (табл. 2).

---

* Вероятность случайности коэффициентов корреляции $p \leqslant 0.05$.

Влияние водного дефицита. Обнаружение обратной связи между протоплазматической устойчивостью жимолости японской и терна к нагреву и относительной влажностью воздуха побудило нас определить степень скоррелированности между сезонными изменениями теплоустойчивости клеток и водного дефицита листьев. Корреляция оказалась существенной только для четырех видов, наиболее устойчивых к обезвоживанию — для терна, сумаха, жимолости японской и жимолости Королькова (табл. 4). Для двух более мезофитных видов (жимолости обыкновенной и дафны) коэффициент корреляции между теплоустойчивостью клеток и водным дефицитом листьев не превышал 0.34.

Таким образом, частичная дегидратация наряду с супероптимальными температурами может явиться одной из причин летнего подъема первичной теплоустойчивости клеток.

Наблюдаемое нами в природе повышение теплоустойчивости в ответ на супероптимальные температуры и частичную дегидратацию обратимо. Клетки, повысившие теплоустойчивость к концу жаркого дня, за ночь, как правило, снижали ее. Правда, полной утраты состояния закаленности не происходило; этим, вероятно, и объясняется нарастание утреннего уровня теплоустойчивости клеток в жаркие летние месяцы.

ТАБЛИЦА 3

Дневные изменения первичной теплоустойчивости клеток (по наблюдениям 1967—1971 гг.)

Вид	Дневные изменения устойчивости клеток к 5-минутному нагреву при колебаниях температуры листьев							
	от 8 до 27.9°				от 28.0 до 37.5°			
	температура остановки движения протоплазмы		разность между уровнями теплоустойчивости в 17 и 7 час.	вероятность наличия дневных изменений теплоустойчивости клеток	температура остановки движения протоплазмы		разность между уровнями теплоустойчивости клеток в 17 и 7 час.	вероятность наличия дневных изменений теплоустойчивости клеток
	в 7 час.	в 17 час.			в 7 час.	в 17 час.		
Lonicera korolkovii	47.0±0.2	47.1±0.2	+0.1	< 0.95	47.6±0.3	48.7±0.3	+1.1	0.999
L. japonica	46.8±0.1	46.9±0.2	+0.1	< 0.95	47.5±0.2	48.5±0.2	+1.0	0.999
Rhus coriaria	46.7±0.3	46.8±0.3	+0.1	< 0.95	47.6±0.2	48.6±0.2	+1.0	0.999
Prunus spinosa	46.8±0.2	46.9±0.2	+0.1	< 0.95	47.1±0.2	48.0±0.3	+0.9	0.999
Lonicera xylosteum	46.4±0.1	46.5±0.2	+0.1	< 0.95	47.2±0.2	48.0±0.2	+0.8	0.999
Daphne laureola	47.0±0.2	47.1±0.2	+0.1	< 0.95	47.4±0.1	47.9±0.1	+0.5	0.950

ТАБЛИЦА 4

Корреляция между сезонными изменениями теплоустойчивости клеток и водного дефицита листьев (по данным 1966—1970 гг.)

Вид	Сублетальный водный дефицит листьев (в %)	Обычный коэффициент корреляции между устойчивостью клеток к 5-минутному нагреву и величиной водного дефицита листьев	Вероятность наличия связи
Lonicera korolkovii	53	0.70	0.99
L. japonica. . . .	43	0.75	0.99
Prunus spinosa . .	43	0.52	0.99
Rhus coriaria . .	43	0.51	0.95
Lonicera xylosteum	37	0.34	< 0.95
Daphne laureola	33	—0.13	< 0.95

Примечание. Ошибка определения сублетального водного дефицита составила ± 2.5%.

II. Сезонные изменения теплоустойчивости клеток в течение холодного периода

Первичная теплоустойчивость клеток двух вечнозеленых видов — жимолости японской и дафны лавролистной в течение большей части холодного периода и в начале теплого оставалась более или менее постоянной, несмотря на значительные колебания прихода суммарной солнечной радиации (выраженной в ккал. на см^2 за день), продолжительности дня, температуры и относительной влажности воздуха (рис. 5). Существенные изменения первичной теплоустойчивости клеток наблюдались только в те дни, когда температура воздуха ночью опускалась до —5° и ниже, а листья промерзали (табл. 5).

ТАБЛИЦА 5

Повышение холодоустойчивости и первичной теплоустойчивости клеток после действия отрицательных температур

Дата	Минимальная температура воздуха ночью (в °С)	Жимолость японская		Дафна лавролистная	
		температура остановки движения протоплазмы после 5-минутного прогрева (в °С)	процент повреждения листовой поверхности после 10 час. промораживания при —13°	температура остановки движения протоплазмы после 5-минутного прогрева (в °С)	процент повреждения листовой поверхности после 10 час. промораживания при —19°
13 I 1971	1.4	46.6±0.1	96±14	46.5±0.2	87±13
15 I 1971	—5.9	48.8±0.3	10±3	49.0±0.3	15±4
8 II 1971	—2.8	46.6±0.2	78±12	46.5±0.2	81±11
12 II 1971	—8.3	49.2±0.2	9±3	48.6±0.3	11±2
10 I 1972	2.6	46.4±0.2	68±7	46.6±0.2	63±6
9 II 1972	—6.3	48.8±0.2	0	48.2±0.1	4±1

Теплоустойчивость, повысившаяся под влиянием отрицательных температур, снижалась постепенно в течение 10—15 дней, хотя действие заморозков было непродолжительным, не более 7 дней. Только в 1972 г. с 13 I по 10 III дни с минимальной температурой воздуха многократно следовали один за другим. Отрицательные температуры способствовали повышению устойчивости клеток не только к 5-минутному, но и к более продолжительным (до 16 час.) нагревам (рис. 6). При этом вся кривая теплоустойчивости сдвигалась в область высоких температур на 2.0—2.5°. Наряду с устойчивостью к нагреву, в дни с минимальной температурой воздуха ниже —3° повышалась также и холодоустойчивость протоплазмы, что выразилось в резком уменьшении повреждения листовой поверхности после тестирующего промораживания листьев во время заморозков.

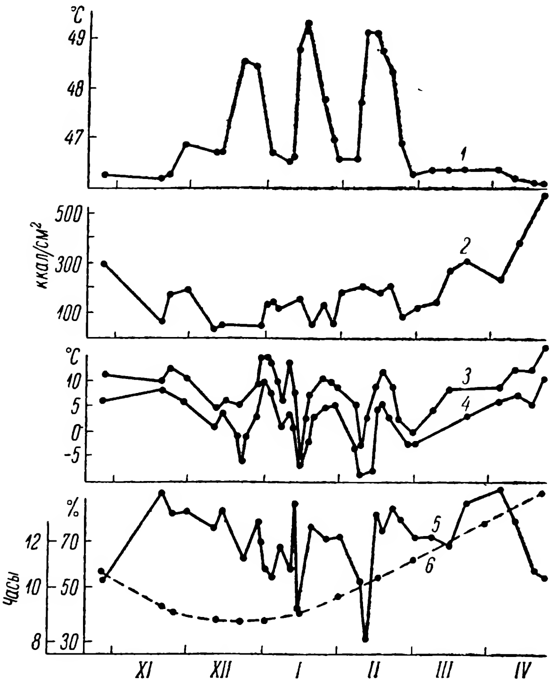


Рис. 5. Изменения теплоустойчивости клеток *Lonicera japonica* Thunb. в холодный период 1970—1971 гг.

По оси абсцисс — месяцы; *по оси ординат:* *1* — температура остановки движения протоплазмы после 5-минутного прогрева; *2* — приход суммарной солнечной радиации; *3* — максимальная, *4* — минимальная температура воздуха; *5* — относительная влажность воздуха, *6* — продолжительность дня

Приведенные экспериментальные данные, а также подсчет частных коэффициентов корреляции показывают преимущественное влияние отрицательных температур и отсутствие связи между повышением теплоустойчивости клеток зимой и возрастом листа, а также отсутствие коррелятивной связи с изменениями относительной влажности воздуха, продолжи-

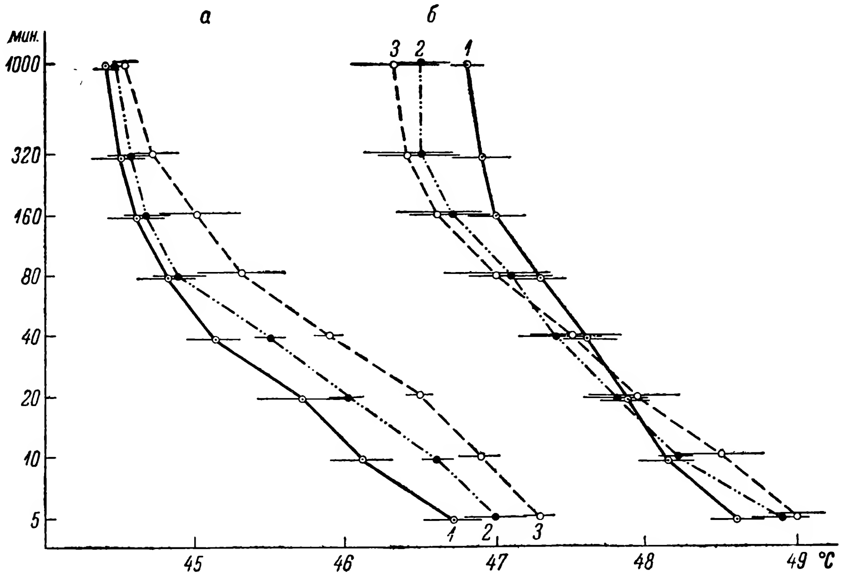


Рис. 6. Теплоустойчивость клеток в незакаленном состоянии (*а*) и в состоянии зимней закалки (*б*)

По оси абсцисс — температура прогрева; *по оси ординат* — продолжительность сохранения движения протоплазмы (в логарифмическом масштабе). *1* — *Daphne laureola* L.; *2* — *Lonicera japonica* Thunb., теневые листья; *3* — *Lonicera japonica* Thunb., солнечные листья

ТАБЛИЦА 6

Корреляция между теплоустойчивостью клеток, возрастом листьев и некоторыми факторами среды (по данным 1970—1971 и 1971—1972 гг.)

Вид	Частные коэффициенты корреляции между устойчивостью клеток к 5-минутному нагреву				
	с минимальной температурой воздуха (в °C)	с относительной влажностью воздуха (в %)	с продолжительностью дня (в сутках)	с приходом суммарной солнечной радиации на единицу земной поверхности	с возрастом листа
Lonicera japonica	—0.73*	0.03	—0.3	0.16	0.03
Daphne laureola	—0.64*	0.10	—0.34	0.24	0.08

Примечание. $p \geqslant 0.95$.

тельностью дня и приходом суммарной солнечной радиации на единицу земной поверхности (табл. 6). Наши наблюдения вполне согласуются с выводами В. Я. Александрова, Н. Л. Фельдман (1958), Александрова, М. И. Лютовой и Фельдман (1959), И. М. Кислюк (1962), Г. Г. Шухтиной (1962) и других исследователей о том, что зимний подъем теплоустойчивости клеток является следствием неспецифического повышения общей резистентности клеток под влиянием отрицательных температур. В литературе, однако, существует другое мнение, согласно которому основной причиной зимнего максимума теплоустойчивости является индуцированное коротким днем состояние зимнего покоя растений (Biebl, 1967; Schwarz, 1968, 1969, 1970; Biebl u. Maier, 1969; Maier, 1971). По-видимому, короткий день как решающий фактор зимнего максимума теплоустойчивости играет существенную роль только для растений, которые зимой находятся в состоянии глубокого покоя. В условиях мягкой субтропической зимы покой у ряда вечнозеленых растений не столь продолжителен и глубок, как в зоне умеренного климата (Туманов, 1952; Васильев, 1956, Steinhübel, 1967), и ведущим фактором зимних изменений теплоустойчивости клеток оказываются отрицательные температуры.

Полученные экспериментальные данные позволяют сделать следующие выводы.

1. Как у дикорастущих (*Prunus spinosa* L., *Rhus coriaria* L.), так и у интродуцированных кустарников (*Lonicera japonica* Thunb., *L. korolkovii* Stapf, *L. xylosteum* L., *Daphne laureola* L.) наблюдаются существенные изменения теплоустойчивости клеток в условиях Южного берега Крыма. Наблюдались 2 максимума устойчивости клеток листьев к нагреву: летом, в июле—августе, у всех исследованных видов, а у вечнозеленых растений еще и зимой, в декабре—феврале.

2. Ведущими факторами, изменяющими теплоустойчивость клеток в теплый период в естественных условиях полусухих субтропиков, являются температура среды и состояние водного режима растений.

3. Частичная дегидратация повышает устойчивость клеток к нагреву только у видов, листья которых обладают достаточно высокой устойчивостью к обезвоживанию. У мезофитов связи между устойчивостью клеток к нагреву и степенью оводненности клеток не обнаружено.

4. Увеличение теплоустойчивости клеток в холодный период (зимний подъем термостабильности) вызвано действием отрицательных температур (закалка холодом) и не связано с продолжительностью дня, приходом солнечной радиации, относительной влажностью воздуха и возрастом листьев.

5. Повышение теплоустойчивости клеток в ответ на частичную дегидратацию, супероптимальные и отрицательные температуры обратимо.

Автор искренне благодарен В. Я. Александрову и Е. А. Яблонскому за ценные советы и постоянное руководство настоящей работой, а также М. С. Комарской и В. В. Черняк за техническую помощь.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Я. (1954). Упрощенный способ инфильтрации растительных тканей. Бот. ж., 39,2 — Александров В. Я. (1956). Цитофизиологический анализ теплоустойчивости растительных клеток и некоторые задачи цитоэкологии. Бот. ж., 41, 7. — Александров В. Я. (1963). Цитофизиологические и цитоэкологические исследования устойчивости растительных клеток к действию высоких и низких температур. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 4, Эксперимент. бот., 16. — Александров В. Я., Е. И. Денько, И. М. Кислюк, Н. Л. Фельдман, Г. Г. Шухтина. (1964). Сезонные изменения устойчивости клеток к действию различных агентов у зимне-зеленых растений и весенних эфемероидов. В сб.: Цитологические основы приспособления растений к факторам среды. — Александров В. Я., М. И. Лютова и Н. Л. Фельдман. (1959). Сезонные изменения устойчивости растительных клеток к действию различных агентов. Цитология, 1, 1. — Александров В. Я. и Н. Л. Фельдман. (1958). Исследование реактивного повышения устойчивости клеток при действии нагрева. Бот. ж., 43, 2. — Александров В. Я., А. Язкулыев. (1961). Тепловая закалка растительных клеток в природных условиях. Цитология, 3, 6. — Библь Р. (1965). Цитологические основы экологии растений. Васильев И. М. (1956). Зимовка растений. — Горбань И. С. (1962). О связи роста и теплоустойчивости растительных клеток. Цитология, 4, 2. — Завадская И. Г., Е. И. Денько. (1966). Влияние обезвоживания на теплоустойчивость растительных клеток. Бот. ж., 51, 5. — Завадская И. Г., Е. И. Денько. (1968). О влиянии недостаточного водоснабжения на устойчивость клеток листьев некоторых памирских растений. Бот. ж., 53, 6. — Завадская И. Г., Г. Г. Шухтина. (1971). Влияние предварительного обезвоживания клеток листьев высших растений на их устойчивость к повторной дегидратации и способность к тепловому закаливанию. Материалы конференции по физиологии устойчивости растений. Киев. — Зац В. И., О. Я. Лукьяненко, Г. В. Яцевич. (1966). Гидрометеорологический режим Южного берега Крыма. — Кислюк И. М. (1962). Повышение жаростойкости молодых растений хлебных злаков при тепловой и холодовой закалках. Бот. ж., 47, 5. — Козлов И. В. (1959). Советские субтропики. — Туманов И. И. (1952). Физиология зимостойкости цитрусовых. Изд. АН СССР, сер. биол., 5. — Шухтина Г. Г. (1962). Сезонные изменения теплоустойчивости клеток некоторых хибинских растений. Бот. ж., 47, 1. — Шухтина Г. Г. (1964). Влияние повторных тепловых закалок на теплоустойчивость растительных клеток. В кн.: Цитологические основы приспособления растений к факторам среды. — Шухтина Г. Г. (1965). Влияние температуры среды на теплоустойчивость клеток листьев *Catalpa speciosa* и некоторых других растений. Бот. ж., 50, 9. — Язкулыев А. (1964а). Повышение теплоустойчивости клеток злаков *Aristida karelinii* и *Arundo donax* под влиянием температуры среды в природных условиях. В Сб.: Цитологические основы приспособления растений к факторам среды. — Язкулыев А. (1964б). Теплоустойчивость клеток некоторых злаков Туркмении. В Сб.: Цитологические основы приспособления растений к факторам среды». — Язкулыев А. (1970). Сезонные и суточные изменения теплоустойчивости клеток, фотосинтеза и водного дефицита листа *Aristida karelinii*. Бот. ж., 55, 7. — Alexandrov V. Ja., A. G. Lomagin, N. L. Feldman. (1970). The Responsive Increase in thermostability of plant cells. Protoplasma, 69. — Bannister P. (1970). The annual course of drought and heat resistance in heath plants from an oceanic environment. Flora, 159. — Bauer H. (1970). Hitzeresistenz und CO_2-Gaswechsel nach Hitzestress von Tanne (*Abies alba* Mill.) und Bergahorn (*Acer pseudoplatanus* L.). Dissertation, Insbruck. — Biebl R. (1967). Kurztag-Eniflüsse auf arktische Pflanzen warend der arktischen Langtage. Planta (Berl.), 75, 1. — Biebl R. u. R. Maier. (1969). Tageslänge und Temperaturresistenz. Österreichische Botanische Zeitschrift, 117, 2. — Catský I. (1960). Determination of water deficit in disks cut of foliage leaves. Bot. Caz., 53. — Hellmuth E. O. (1968). Eco-physiological studies on plants in arid and semi-arid regions in Western Australia. 1. Autecology of *Rhagodia baccata* (Labill) Meg. J. Ecol., 56, 2. — Hellmuth E. O. (1971). Eco-physiological studies on plants in arid and semi-arid regions in Western Australia. 2. J. Ecol., 59, 1. — Höfler K., H. Migsch, W. Rottenburg. (1941). Über die Austrocknungsresistenz landwirstchaftlicher Kulturpflanzen. Forschungsdienst, 12. — Jameson D. A. (1961). Heat and desication resistance of tissue of important trees and grasses of the pinyon-juniper type. Bot. Gaz., 122, 3. — Kappen L. (1964). Untersuchungen über den Jahreslauf der Frost, Hitze- und Austrocknungsresistenz von Sporophyten einheimischer Polypodiaceen (*Filicinae*). Flora, 155. — Kappen L. (1966). Der Einfluss des Wassergehaltes auf die Widen standsfähigkeit von Pflanzen gegenüber hohen und tiefen Temperaturen, untersucht an Blättern einiger Farne und von *Ramonda myconi*. Flora, 156, 3. — Konis E. (1950). The effect of leaf temperatures on transpiration. Ecology, 31. —

Lange O. L. (1961). Die Hitzeresistenz einheimischer immer und wintergrüner Pflanzen im Jahresablauf. Planta, 56, 6. — Lange O. L. u. B. Schwemmle. (1960). Untersuchungen zur Hitzeresistenz vegetativer und blühender Pflanzen von *Kalanchoë blossfeldiana*. Planta, 55, 2. — Maier R. (1971). Einfluss von Photoperiode und Einstrahlungsstärke auf die Temperaturresistenz einiger Sammenpflanzen. Osterr. Bot. Z., 119, 1—3. — Sapper I. (1935). Versuche zur Hitzeresistenz der Pflanzen. Planta, 23, 4. — Schwarz W. (1968). Der Einfluss der Photoperiode auf die Frostharte und Hitzeresistenz von Zirben und Alpenrosen. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 82, 1—2. — Schwarz W. R. (1969). Frost hardiness, resistance to heat and CO_2-uptake in seedlings and mature stages of *Pinus cebmra* L. Reprinted from Proceedings to the third Forest Microclimate Symposium, september, 23—26. — Schwarz W. (1970). Der Einfluss der Photoperiode auf das Austreiben, die Frosthärte und die Hitzeresistenz von Zirben und Alpenrosen. Flora, 159, 8. — Schwemmle B. u. O. L. Lange, (1959). Endogentages-periodische Schwankungen der Hitzeresistenz bei *Kalanchoë blossfeldiana*. Planta, 53, 1. — Steinhübel G. (1967.) Einführung in die ökologische Physiologie der Sempervirenz. — Stocker O. (1929). Der Wasserhaushalt aegyptischer Wusten- und Salzpflanzen. Bot. Abhandl., 13.

Государственный
Никитский ботанический сад,
г. Ялта.

(Получено 20 I 1973).

SUMMARY

The character of seasonal fluctuations of thermoresistance in leaf cells of two evergreen and four deciduous bushes has been studied in conditions of semi-arid subtropical climate of the Crimea South coast. The thermoresistance of cells has been estimated by the temperature of protoplasm movement cease after different fixed periods of heating. Two maxima of thermoresistance are observed for evergreen plants cells: in summer, during july — august, and in winter, during december — february. The cell thermoresistance increase in deciduous bushes has been registered only during the most hot summer months. The thermoresistance of cells of xeromesophytes, adapted to growing in dry sunny places, is considerably influenced by partial dehydratation of leaves. In mesophytes no connection between the resistance of cells to heating and the begree of hydratition of leaves has been observed. The total solar radiation, duration of the day and age do not influence the thermoresistance of cells in grown up leaves.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 58.08 : 51 : 581.55

А. З. Альтерман, Л. А. Растригин и Г. С. Сабардина

О ПРИМЕНЕНИИ ТЕОРИИ РАСПОЗНАВАНИЯ ОБРАЗОВ В ГЕОБОТАНИКЕ

A. Z. ALTERMAN, L. A. RASTRIGIN AND G. S. SABARDINA.
ON THE APPLICATION OF THE THEORY OF RECOGNIZING OF IMAGES TO GEOBOTANY

В данной работе на примере 42 описаний фитоценозов формации стройноосоковой показана возможность применения алгоритма стохастической аппроксимации при неизвестном числе классов для группирования фитоценозов, представляющих в своей совокупности таксономический континуум. Для выбора более адекватного алгоритма при группировании растительных сообществ предлагается статистическая обработка исходной информации в режиме диалога человек—машина.

В работе поставлена и алгоритмически решена задача информационно-стоимостного оценивания параметров на основании результатов группирования растительных сообществ.

1. ВВЕДЕНИЕ

Любая наука не может обойтись без классификации изучаемых объектов. В геоботанике же вопросы классификации являются одними из самых актуальных, самых важных, так как при изучении фитоценозов исследователь имеет дело с большой комбинаторикой.

Оценивая имеющиеся математические методы классификации (Goodall, 1954; Williams a. Lambert, 1961; Грейг-Смит, 1967; Фрей, 1967; Василевич, 1969, и др.) растительности, можно сделать следующие выводы: 1) математические методы классификации фитоценозов достаточно эффективны тогда, когда имеется возможность формализации объектов; 2) математические алгоритмы классификации растительных сообществ дают хорошие результаты в случае дискретности растительного покрова. Если же растительный покров представляет собой таксономический континуум, то результаты классификации при применении вышеуказанных алгоритмов не всегда бывают удовлетворительными; 3) эффективность, или работоспособность, того или иного алгоритма зависит от объема априорной информации и дискретности изучаемых объектов; 4) при классификации растительных сообществ происходит как бы сжатие информации, в результате чего из множества параметров выделяются наиболее существенные, благодаря которым одни классы фитоценозов могут быть отделены от других. Важным поэтому является вопрос об оценивании параметров на основании результатов классификации.

Учитывая приведенные выше выводы, сделанные нами на основании анализа литературных данных, считаем целесообразным разбить всю процедуру классификации на три этапа: 1) предварительное оценивание исходной информации; 2) группирование растительных сообществ; 3) оценивание параметров при группировании растительных сообществ.

Первый этап предполагает статистическую обработку исходной информации. M — это множество всех векторов (описаний) X, подлежащих классификации. $X=(x_1, x_2, \ldots, x_n)$, где $x_1, x_2, \ldots, x_n$ — это параметры, на основании которых составлены описания фитоценозов. В результате статистической обработки исходной информации происходит предварительное оценивание дискретности растительного покрова и производится выбор более адекватного алгоритма для классификации.

На втором этапе предполагается использование одного из алгоритмов группирования фитоценозов, в результате чего вектор (описание) $X^{(i)}$, где i — номер вектора (описания) $i=1, 2, \ldots, k$, можно отнести к одному из классов R_j, где j — номер соответствующего класса, $j=1, 2, \ldots, l$.

Затем на третьем этапе происходит оценивание параметров на основании результатов группирования, что может быть использовано для дальнейшего сбора информации (материала).

2. ОБЪЕКТ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектом исследования послужила формация Cariceta gracilis Curt., широко распространенная и весьма характерная для условий Латвийской ССР. Были использованы материалы 42 геоботанических описаний, произведенных в течение вегетационных периодов 1966—1968 гг. группой геоботаников Института биологии АН Латв.ССР.

Характеристика фитоценозов проводилась на пробных площадках размером 100 м^2. Особое внимание уделялось количественной оценке участия видов растений и особенностей условий местообитания. Помимо учета обилия всех видов (по Друде) производился учет встречаемости (по Раункиеру) на 100 площадках размером 10×10 см с указанием участия вида (глазомерно) по трехбалльной шкале. Кроме того, в каждом описании закладывалось 5 микроплощадок размером 50×50 см для определения урожайности и ботанического состава.

С каждой микроплощадки из верхнего горизонта почвы брался образец для последующего химического анализа. Определялось содержание органического вещества (весовым методом), реакции почвы (в 1.0 н. KCl) с помощью потенциометра, содержание общего азота (по Кьельдалю), содержание карбонатов (методом Таке), подвижных форм калия (в 1.0 н. CH_3COOH, по Энгеру-Риму, с помощью пламенного фотометра) и фосфора (по Эгнеру-Риму).

Согласно данным геоботанических описаний, стройноосоковые луга образованы 116 видами травянистых растений, среди них больше всего видов из семейства злаковых (22 вида) и осоковых (13 видов).

Все фитоценозы стройноосочников отличаются выраженным доминированием осоки стройной. Этот вид имеет встречаемость чаще всего более 90%, а по весу составляет в среднем около 80% веса всего травостоя. Примесь других видов растений, как правило, невелика.

Стройноосоковые луга приурочены к пониженным формам рельефа и формируются в условиях избыточного (проточного или временно застойного) увлажнения на иловато-глеевых, перегнойно- или торфянисто-глеевых почвах.

Стройноосоковые луга обладают сравнительно однородными условиями местообитания по степени увлажнения, однако сильно различающимися по химическим особенностям почвы. Так, например, стройноосочники развиваются на почвах, имеющих в верхнем горизонте реакцию от 4.9 до 7.5 pH, содержание органического вещества от 0.8 до 60%, содержание подвижных форм калия от 2.5 до 43.5 мг/100 г почвы и фосфора от 0.5 до 12.5 мг/100 г почвы. Сильно отличаются местообитания различных фитоценозов стройноосоковых лугов и по мощности торфяной залежи. Это свидетельствует, что в природных условиях Латвийской ССР стройноосоковая формация обладает достаточно широкой экологической амплитудой по целому ряду факторов внешней среды.

3. ДИАЛОГ ЧЕЛОВЕК—МАШИНА ДЛЯ СТАТИСТИЧЕСКОЙ ОБРАБОТКИ ИСХОДНОЙ ИНФОРМАЦИИ

Методика диалога

Как уже было отмечено выше, статистическая обработка исходной информации может помочь исследователю оценить дискретность изучаемых фитоценозов, что в свою очередь даст возможность выбрать более адекватный алгоритм для классификации. При этом следует учесть, что ход статистической обработки зависит от типа изучаемой растительности. Следует, однако, иметь в виду, что не всегда удается формализовать характерные особенности фитоценозов, в силу чего и не всегда можно задать строго детерминированный алгоритм статистической обработки исходных описаний на электронно-вычислительной машине (ЭВМ). В связи с этим целесообразно решение данной задачи в режиме диалога человек—машина (ЭВМ). Суть режима диалога заключается в следующем. ЭВМ производит вычисления по строго детерминированным алгоритмам. Геоботаник же, руководствуясь знанием объекта, руководит ходом вычислений. От исследователя не требуется знания основ программирования, он должен лишь быть компетентным в изучаемом объекте. Режим диалога предусматривает вопросы также и со стороны машины. Таким образом, диалог состоит во взаимном обмене вопросами и ответами.

Нами был разработан алгоритмический язык и программа транслятора, предусматривающая возможность задавать 14 видов вопросов — по отбору необходимого материала, оцениванию ряда значений заданных параметров, а также изучению корреляции и зависимости между параметрами исходных фитоценозов. Более подробно о разработанной нами программе диалога человек—машина изложено в специальной статье (Альтерман, Растригин 1972).

Результаты диалога

Анализируя данные произведенной нами в режиме диалога человек—машина первичной статистической обработки материалов геоботанических описаний, можно составить известное представление о некоторых особенностях изучаемой формации и возможных путях ее классификации.

Из общего числа 116 видов растений в среднем на одной площадке присутствуют всего 17 видов; число видов растений в одном описании колеблется от 8 до 33. Поэтому маловероятно, чтобы какие-либо фитоценозы (из 42 описанных нами) были бы сходными, т. е. образовали бы «скопления», «рои».

Кроме доминанта, всего 5 видов растений, *Calamagrostis neglecta* (Ehrh.) Beauv., *Digraphis arundinacea* (L.) Trin., *Phragmites communis* Trin., *Carex inflata* Huds., *C. lasiocarpa* Ehrh., принимают значительное участие в сложении 7 фитоценозов. Среди них лишь в двух фитоценозах примесь *Carex inflata* Huds., *Digraphis arundinacea* (L.) Trin. настолько велика, что позволяет судить о переходном характере этих сообществ.

С помощью диалога по методике П. В. Терентьева (1959) были выделены следующие корреляционные плеяды, где значение коэффициента корреляции между параметрами (процент участия видов растений в фитоценозах по весу) не ниже 0.5:

1. *Scolochloa festucacea* (Willd.) Link (4) (0), *Equisetum limosum* L. (2) (2), *Caltha palustris* L. (2) (0).
2. *Scolochloa festucacea* (Willd.) Link (4) (0), *Equisetum limosum* L. (2) (2), *Menyanthes trifoliata* L. (2) (1).
3. *Scolochloa festucacea* (Willd.) Link (4) (0), *Caltha palustris* L. (2) (0), *Ranunculus lingua* L. (2) (1).
4. *Scolochloa festucacea* (Willd.) Link (4) (0), *Menyanthes trifoliata* L. (2) (1) *Ranunculus lingua* L. (2) (1).
5. *Heleocharis palustris* (L.) R. et Schum. (1) (0), *Scirpus silvaticus* L. (2) (1), *Sium latifolium* L. (2) (0).

6. *Mentha aquatica* L. (1) (0), *Sium latifolium* L. (2) (0), *Scirpus silvaticus* L. (2) (1).

Первое число в скобках после названия растения обозначает число корреляционных плеяд, в которые вошел указанный вид, второе же число — количество видов растений, с которыми данный вид имеет значение коэффициента корреляции не ниже 0.5 и которые в указанные плеяды не вошли.

Таким образом, выяснилось, что четко отграниченных плеяд выделить не удалось. Вид, входящий в одну из плеяд, входит или в какую-либо другую плеяду, или имеет высокое значение коэффициента корреляции с одним из видов, который в указанные плеяды не вошел. Все это может свидетельствовать о том, что рассматриваемые нами фитоценозы стройноосоковой формации представляют собой таксономический континуум.

Затем в режиме диалога человек—машина была исследована зависимость между урожаем травостоя фитоценоза, процентом участия осоки стройной по весу, встречаемости и «удельному весу» в зависимости от ряда экологических факторов: реакции почвы, содержания в почве кальция, калия, фосфора, общего азота, органического вещества. Выявить какие-либо закономерности не удалось, что, по нашему мнению, может свидетельствовать о том, что в целях классификации использование указанных параметров крайне трудно, а, может быть, и невозможно.

Таким образом, в режиме диалога человек—машина было установлено следующее:

1) исходя из числа видов растений, образующих каждый фитоценоз, маловероятно, чтобы исходные 42 фитоценоза стройноосоковой формации образовали бы «рои», «скопления»;

2) выделение четко отграниченных «корреляционных плеяд» невозможно;

3) выделение каких-либо флористических или экологических признаков, пригодных для классификации, крайне затруднительно.

Эти данные, по всей видимости, могут свидетельствовать о том, что рассматриваемые фитоценозы представляют собой таксономический континуум, и поэтому целесообразно для группирования фитоценозов применить алгоритм, который не предполагал бы дискретности объектов.

Изучение возможностей применения методики диалога человек—машина в геоботанических исследованиях показало, что этот метод может быть использован в достаточно широком аспекте, а именно: 1) для быстрой статистической обработки исходной информации; 2) изучения корреляции и зависимости между параметрами; 3) проверки статистических гипотез; 4) изучения геоботанических моделей на ЭВМ.

4. ПРИМЕНЕНИЕ НЕКОТОРЫХ АЛГОРИТМОВ КИБЕРНЕТИКИ ДЛЯ КЛАССИФИКАЦИИ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

Использованные нами алгоритм стохастической аппроксимации при известном числе классов (Цыпкин, 1968) и алгоритмы «точный» и «объединение» (Лумельский, 1970) требуют дискретности исходных классов фитоценозов. С помощью этих алгоритмов разбить исходные фитоценозы стройноосоковой формации на какие-либо группы не удалось. Полученные результаты подтверждают данные диалога человек—машина, что изучаемый объект является не дискретным, а непрерывным. Более подробно о применении вышеуказанных алгоритмов можно прочитать в статье А. З. Альтермана, Л. А. Растригина, Г. С. Сабардиной (1973).

Так как с помощью ранее упомянутых алгоритмов выделить какие-либо группы не удалось, то решено было примерить алгоритм, который не предполагал бы дискретности исходного объекта. Как известно, математическим представлением фитоценоза является точка в многомерном пространстве. Если изучаемый объект непрерывный, то можно выделить не «рои», «скопления», а «сгущения» и «разрежения» точек. Функцией «густоты» объектов является плотность распределения. Смысл примененного нами алгоритма стохастической аппроксимации при неизвестном числе классов (Цыпкин, 1968) и заключается в восстановлении плотности распределения (рис. 1).

Как видно из рис. 1, в случае дискретности исходных объектов в некоторой части пространства не располагаются никакие точки, т. е. ($p(x) = 0$). В случае же непрерывности исходных объектов выявить такую часть пространства не удается.

Так как при непрерывности классов фитоценозов переходы между отдельными классами постепенны, то целесообразно выявление типичного представителя данного класса (объекта с наибольшей плотностью).

Каких-либо предположений об исходной плотности распределения сделать не удается. Целесообразно поэтому восстанавливать плотность распределения с помощью суммы некоторого числа функций, подбирая при этом к ним соответствующие коэффициенты (параметр c). Доказано, что можно восстановить плотность распределения, если использовать ортонормированную систему функций.

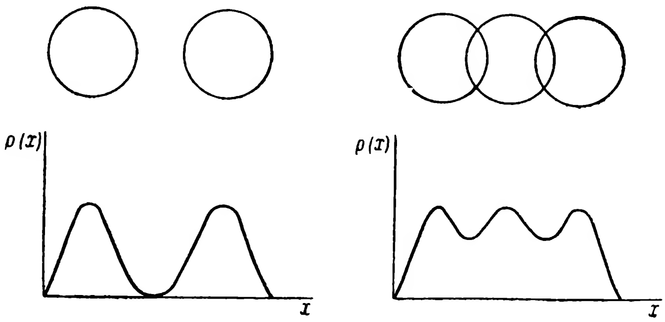


Рис. 1. Плотность распределения в случае дискретных и непрерывных объектов

Аналитическое выражение алгоритма следующее.

$$p(x,\ c) = \sum_{k=1}^{N} c_k \varphi_k(x) = c^T \varphi(x);$$

$$c[n] = c[n-1] - \gamma[n]\,[c[n-1] - \varphi(x[n])], \qquad (1)$$

где $x[n]$ — объект (описание), показываемое на n-м шаге аппроксимации,
$\varphi(x)$ — ортонормированная система функций,
γ — коэффициент, который удовлетворяет условиям сходимости алгоритмов стохастической аппроксимации,
$c[n]$ — определяемый параметр c на n-м шаге аппроксимации,
$k = 1, 2, \ldots, N$ — число параметров, образующих данное описание (вектор) X.

Для применения данного алгоритма строим ортонормированную систему функций $\varphi(x)$. Затем по каким-либо соображениям каждой из этих функций придаем какой-то вес (c). Получаем $\hat{p}(x,\ c)$ — плотность распределения, зависящая от данных объектов X и параметра c. Затем проверяем, правильно ли были выбраны значения коэффициентов c, т. е. находим разницу $[c - \varphi(x)]$. Если эта разница равна нулю, то значение коэффициента c не изменяется. Если же разница $[c - \varphi(x)] \neq 0$, то значение коэффициента c изменяется на величину, пропорциональную этой разнице. Доказано, что при определенных условиях, накладываемых на коэффициент γ, можно за конечное число шагов n подобрать параметр c, а тем самым и восстановить плотность распределения исходных объектов.

Для всех указанных алгоритмов в качестве параметров, по которым производилось группирование, были избраны показатели участия по весу, встречаемости, «удельному весу» всех 116 видов растений, слагающих описанные фитоценозы стройноосочников, а также ряд экологических характеристик — содержание в почве органического вещества, общего азота, кальция, подвижных форм фосфора, калия и реакция почвы.

Применяя алгоритм стохастической аппроксимации при неизвестном числе классов, удалось все данные 42 фитоценоза стройноосочников разбить на 5 групп, которые очень слабо отграничиваются друг от друга и связаны целым рядом переходов (табл. 1 и 2). Для того чтобы лучше выявить отличительные признаки каждой из групп, мы сочли целесообразным выделить в этих группах наиболее типичные (с наибольшей плотностью) фитоценозы. Интерпретировать полученные результаты по отдельным характерным видам, по-видимому, из-за неполночленности фитоценозов, а также из-за того, что фитоценозы стройноосочников представляют собой таксономический континуум, нам не удалось. Анализ выделенных классов (групп фитоценозов) оказалось целесообразно провести на основании участия в сообществах различных экологических групп.

Анализ данных табл. 1 и 2 показал, что из выделенных нами 5 групп наиболее характерными являются 1-я и 2-я группы. Первая из них отличается преимущественным участием растений гидромезофильного ряда; основная масса травостоя образована растениями, принадлежащими к мезогидрофитам. Кроме доминанта (который тоже является мезогидрофитом), для этой группы характерны такие виды, как *Glyceria fluitans* (L.) R. Br., *G. maxima* Holmb., *Equisetum limosum* L. и др. (всего 14 видов).

В фитоценозах 2-й группы большое участие принимают растения оксиломезофильного ряда и значительная роль в формировании ценозов принадлежит мезооксилофитам *Calamgarostis lanceolata* Roth, *C. neglecta* (Ehrh.) G. M. Sch., *Carex inflata* Huds. и др. (всего 14 видов).

Фитоценозы 3-й группы являются экологически промежуточными между фитоценозами описанных двух групп и включают в себя как виды растений гидромезофильного, так и оксиломезофильного рядов. Фитоценозы 4-й и 5-й групп в экологическом отношении менее характерны для всей формации в целом, так как одна из групп является экологически промежуточной от болотно-луговой к водной растительности, 2-я — к растительности настоящих (эумезофильных) лугов. Все местообитания фитоценозов выделенных пяти групп отличаются избыточностью увлажнения, однако для фитоценозов 1-й группы характерна проточность увлажнения в течение всего или большей части вегетационного периода. Фитоценозы 2-й группы формируются, очевидно, в условиях, когда увлажнение в течение длительного периода бывает застойным. Для 3-й группы характерен переменный режим увлажнения, когда проточное сменяется застойным и наоборот. Условия местообитания 4-й группы фитоценозов отличаются очень обильным увлажнением в течение всего вегетационного периода. Стройноосоковые сообщества 5-й группы имеют, по-видимому, переменный режим увлажнения, при котором обильное увлажнение в отдельные периоды сменяется умеренным.

Попытки выявить отличия в экологических параметрах этих групп не имели успеха, по-видимому, методы измерений недостаточно точны. Трудно выявить все возможные сочетания различных экологических факторов, а также учесть более тонкие различия, касающиеся их изменчивости в течение вегетационного периода. Растительность является, по-видимому, самым чутким показателем специфических особенностей биотопа.

1-я и 2-я выделенные группы фитоценозов являются, по-видимому, ассоциациями (или их группами). Что касается 3-й, 4-й и 5-й групп фитоценозов, то, как уже говорилось, они являются переходными к другим группам и поэтому вряд ли могут быть приняты в ранге ассоциаций.

Таким образом, в наших исследованиях показана возможность применения алгоритма стохастической аппроксимации при неизвестном числе классов для группирования фитоценозов, представляющих в своей совокупности таксономический континуум.

ТАБЛИЦА 1

Некоторые особенности типичных описаний выделенных групп

Группа фитоценозов	Соотношение экологических групп по «уд. весу» (для тип. фитоценоза, в %)						Плотность	Число видов растений	Участие по весу осоки стройной (в %)	Биологический урожай (в ц/га)	Богатство почвы (по Раменскому)	Увлажнение (по Раменскому)	Положение в рельефе	Почва	Условия увлажнения	pH/KCl почвы		Содержание общего азота в почве		
	ЭМ	ГМ	МГ	Г	ОМ	МО										5.1—6.0	6.1—7.0	до 0.75	0.76—1.50	1.51—2.25
1-я (типовое описание 46) 13 описаний	8	23	38	8	15	8	0.14	13	100 (100)	29.1—57.6 (40.4)	8.5—10	78—83	Закрытая котловина	Перегнойно-глееватая	Проточно-избыточное	5.2 (5.6)	6.2		1.4 (1.48)	1.58
2-я (типовое описание 1) 10 описаний	0	8	25	0	17	50	0.13	12	85.1—97.6 (94)	23.9—52.9 (33.7)	6.5—8.5	89.5—93	То же	Торфяная с нанесенным минеральным слоем мощностью 10 см	Застойно-избыточное	5.4 (6.1)	6.6		1.24 (1.6)	2.19
3-я (типовое описание 19) 6 описаний	12.5	0	37.5	0	12.5	37.5	0.10	8	87.4—99.6 (94)	33.4—49.4 (41.2)	7—10	81—95	«	Перегнойно-глееватая	Временно-избыточное	5.5 (5.9)	6.5	—	0.45 (1.0)	1.28
4-я (типовое описание 80) 6 описаний	0	7.5	31	31	7.5	23	0.09	13	90.4—100 (95)	32.3—48.7 (41.6)	9.5—10.5	88—92	Приозерное понижение	Дерново-глееватая	Застойно-избыточное	5.1 (5.9)	6.6	0.03 0.68 (0.3)	— —	— —
5-я (типовое описание 43) 7 описаний	16	25	43	0	0	16.5	0.08	12	97—100 (99.2)	25.4—42.8 (31.6)	8—11	76.5—91	Долина р. Айвиексте, понижение II террасы	Аллювиальная	Проточно-избыточное	5.8 (5.9)	6.1	—	0.87 (1.44)	1.64

ТАБЛИЦА 2

Список видов растений стройноосоковой формации по выделенным группам фитоценозов

Вид	1-я группа		2-я группа		3-я группа		4-я группа		5-группа	
	процент участия по весу	встречаемость	процент участия по весу	встречаемость	процент участия по весу	встречаемость	процент участия по весу	встречаемость	процент участия по весу	встречаемость
1. Гидрофиты (Г)										
1. *Leersia oryzoides* (L.) Sw.	0 (0—2.5)[1]	0 (0—+)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)
2. *Scolochloa festucacea* (Willd.) Link	0 (0—0.4)	0 (0—+)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—+)	0 (0—0.8)	0 (0—9)	0 (0—0)	0 (0—0)
3. *Acorus calamus* L.	0 (0—9)	0 (0—33)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0.6)	0 (0—7)	+ (0—7.1)	+ (0—14)	0 (0—3.7)	0 (0—6)
4. *Alisma plantago-aquatica* L.	0 (0—0.7)	0 (0—2)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—3)	+ (0—0.1)	4 (0—8)	0 (0—+)	0 (0—1)
5. *Cicuta virosa* L.	0 (0—0.4)	0 (0—4)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	+ (+—0.1)	3 (+—5)	0 (0—0)	0 (0—0)
6. *Hydrocharis morsus-ranae* L.	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	+ (0—+)	+ (0—+)	0 (0—0)	0 (0—0)
7. *Hippuris vulgaris* L. . .	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—+)
8. *Rumex aquaticus* L. . .	+ (0—+)	1 (0—1)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—1)
9. *Sagittaria sagittifolia* L.	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—4)	0 (0—0)	0 (0—0)
10. *Scirpus lacustris* L. . .	0 (0—0.3))	0 (0—+)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—2.5)	0 (0—11)
11. *Sparganium minimum* (Hartm.) Fr.	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0.7)	0 (0—+)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)
12. *S. ramosum* Huds. . . .	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—2.3)	0 (0—3)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)
13. *S. simplex* Huds. . . .	0 (0—0.3)	0 (0—2)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—1)	0 (0—0)	0 (0—0)
14. *Typha latifolia* L. . . .	0 (0—+)	0 (0—1)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—2.9)	0 (0—+)
2. Мезогидрофиты (МГ)										
1. *Glyceria fluitans* (L.) R. Br.	0 (0—1.9)	0 (0—5)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0.1)	0 (0—1)	0 (0—1.3)	0 (0—13)	0.1 (0—0.1)	+ (0—2)
2. *G. maxima* Holmb. . .	0 (0—1.9)	0 (0—2)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)
3. *Phragmites communis* Trin.	0 (0—5.9)	0 (0—29)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (—+)	0 (0—1)	0 (0—28.8)	0 (0—57)	0 (0—1.8)	0 (0—2)

---

[1] Первое число — участие данного вида в фитоценозе типичного описания, число в скобках — минимальное и максимальное значение участия данного вида в фитоценозах соответствующей группы.

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Вид	1-я группа		2-я группа		3-я группа		4-я группа		5-я группа	
	процент участия по весу	встречаемость	процент участия по весу	встречаемость	процент участия по весу	встречаемость	процент участия по весу	встречаемость	процент участия по весу	встречаемость
4. *Carex gracilis* Curt.	100 (43.1—100)	100 (87—100)	94 (64.4—99.2)	98 (77—100)	95.9 (25.5—98.8)	95 (92—100)	95.0 (33.8—95)	100 (86—100)	99.2 (74.8—99.2	96 (90—100
5. *C. pseudocyperus* L.	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—5)
6. *C. vulpina* L.	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—4)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)
7. *Equisetum limosum* L.	+ (0—7.4))	3 (0—34)	+ (0—2.6)	2 (0—30)	+(0—18.8)	1 (0—39)	1.3 (0.2—7.3)	9 (+—45	+ (0—1.5)	1 (0—10)
8. *Heleocharis palustris* (L.) R. et Sch.	0 (0—0.2)	0 (0—+)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—4.2)	0 (0—+)	0 (0—0.3)	0 (0—+)
9. *Juncus articulatus* L.	0 (0—0.1)	0 (0—+)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)
10. *Lysimachia thyrsiflora* L.	0 (0—1.0)	0 (0—48)	0 (0—+)	0 (0—1)	0 (0—0.4)	0 (0—45)	0 (0—2.1)	0 (0—44)	0 (0—0)	0 (0—0)
11. *Lythrum salicaria* L.	+ (0—0.3)	2 (0—18)	0 (0—2.8)	0 (0—8)	0 (0—+)	0 (0—3)	+ (+—0.3)	14 (+—14)	0 (0—1.3)	0 (0—9)
12. *Mentha aquatica* L.	+ (0—+)	4 (0—4)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—1.5)	0 (0—12)	0 (0—+)	0 (0—12)
13. *Oenanthe aquatica* (L.) Poir.	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—2)
14. *Polygonum amphibium* L.	0 (0—0.4)	0 (0—4)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—2)	0 (0—+)	0 (0—9)	0 (0—0)	0 (0—0)
15. *Ranunculus lingua* L.	0 (0—+)	0 (0—3)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—1.4)	0 (0—11)	0 (0—0.4)	0 (0—5)	0 (0—0)	0 (0—0)
16. *Rorippa amphibia* (L.) Bess.	0 (0—1.5)	0 (0—+)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)
17. *Sium latifolium* L.	0 (0—0.4)	0 (0—8)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—+)	0 (0—17.3)	0 (0—18)	0 (0—0.2)	0 (0—3)
18. *Veronica aquatica* Bernh.	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—1.0)	0 (0—17)	0 (0—0)	0 (0—0)
3. Гидромезофиты (ГМ)										
1. *Agrostis stolonifera* L.	0 (0—9.8)	0 (0—61)	0 (0—+)	0 (0—1)	0 (0—0.1)	0 (0—+)	0 (0—1.1)	0 (0—28)	0 (0—0)	0 (0—0)
2. *Alopecurus geniculatus* L.	0 (0—1.4)	0 (0—+)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)
3. *A. pratensis* L.	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—1)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)
4. *Digraphis arundinacea* (L.) Trin.	0 (0—44.1)	0 (0—58)	0 (0—+)	0 (0—+)	0 (0—6.2)	0 (0—3)	+ (0—1.0)	11 (0—15)	0 (0—10.1)	0 (0—28)
5. *Poa palustris* L.	0 (0—5.1)	0 (0—41)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0.5)	0 (0—7)
6. *Bidens tripartitus* L.	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—1)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)
7. *Galium palustre* L.	+ (0—0.2)	10 (0—17)	0.2 (0—1.2)	+ (0—49)	+ (+—3.0)	5 (2—46)	0 (0—0)	0 (0—0)	+ (+—0.4)	4 (+—1)
8. *Lysimachia nummularia* L.	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—+)	0 (0—0.3)	0 (0—9)
9. *L. vulgaris* L.	+ (0—0.3)	6 (0—6)	0.9 (0—0.9)	5 (0—13)	0 (0—0.1)	0 (0—3)	0 (0—+)	0 (0—9)	+ (0—2.2)	+ (0—10)
10. *Ranunculus repens* L.	+ (0—0.1)	13 (0—13)	0 (0—0.1)	0 (0—7)	0 (0—+)	0 (0—+)	0 (0—+)	0 (0—6)	0 (0—0.2)	0 (0—13)

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Вид	1-я группа		2-я группа		3-я группа		4-я группа		5-я группа	
	процент участия по весу	встречаемость	процент участия по весу	встречаемость	процент участия по весу	встречаемость	процент участия по весу	встречаемость	процент участия по весу	встречаемость
11. *Solanum dulcamara* L.	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0.5 (0—0.5)	1 (0—1)
12. *Stachys palustris* L. . .	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0.2)	0 (0—1)
13. *Veronica beccabunga* L.	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0.1)	0 (0—+)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)
14. *V. longifolia* L.	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—+)
4. Мезооксилофиты (МО)										
1. *Calamagrostis lanceolata* Roth	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—5.4)	0 (0—7)	0 (0—12.3)	0 (0—6)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—9)
2. *C. neglecta* (Ehrh.) Beauv.	0 (0—28.3)	0 (0—30)	+ (0—2.6)	17 (0—17)	1.6 (0—20.8)	+ (0—73)	0 (0—19.7)	0 (0—38)	0 (0—7.8)	0 (0—6)
3. *Carex appropinquata* Schum.	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—+)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)
4. *C. diandra* Schenk . . .	0 (0—0)	0 (0—0)	+ (0—+)	+ (0—5)	0 (0—+)	0 (0—+)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)
5. *C. inflata* Huds. . . .	0 (0—0)	0 (0—0)	0.5 (0—24.5)	+ (0—51)	0 (0—19.4)	0 (0—22)	+(0—54.8)	+ (0—48)	0 (0—0)	0 (0—0)
6. *C. lasiocarpa* Ehrh. . .	0 (0—20.4)	0 (0—33)	0 (0—0.4)	0 (0—6)	0 (0—17.9)	0 (0—+)	0 (0—8)	0 (0—5)	0 (0—0)	0 (0—0)
7. *C. nigra* (L.) Reichard	0 (0—1)	0 (0—+)	0.1 (0—0.1)	+ (0—2)	0 (0—0.5)	0 (0—9)	0 (0—+)	0 (0—+)	0 (0—0)	0 (0—0)
8. *C. vesicaria* L.	+ (0—10.7)	1 (0—43)	0.3 (0—9.9)	10 (0—48)	1.4 (0—18)	+ (0—31)	0.6 (0—6.4)	18 (0—18)	+ (0—1.5)	12 (0—21)
9. *Comarum palustre* L. . .	+ (0—6.2)	2 (0—16)	2.2 (0—3.6)	19 (0—19)	0.4 (—0.4)	1 (0—19)	0 (0—2.7)	0 (0—+)	0 (0—1.3)	0 (0—10)
10. *Dryopteris thelypteris* (L.) A. Gray	0 (0—+)	0 (0—+)	0 (0—1.3)	0 (0—3)	0 (0—+)	0 (0—8)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—6)
11. *Iris pseudacorus* L. . . .	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—+)	0 (0—0.2)	0 (0—3)	0 (0—0)	0 (0—0)	+ (0—+)	1 (0—1)
12. *Menyanthes trifoliata* L.	0 (0—0.4)	0 (0—9)	+ (0—2.8)	+ (0—40)	+ (0—5.2)	4 (0—33)	0 (0—0)	0 (0—0)	+ (0—0.2)	2 (0—12)
13. *Peucedanum palustre* (L.) Moench	0 (0—+)	0 (0—+)	0 (0—+)	0 (0—2)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—+)	0 (0—0)	0 (0—0)
14. *Scutellaria galericulata* L.	0 (0—+)	0 (0—+)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	+ (0—+)	7 (0—7)	0 (0—+)	0 (0—+)
15. *Viola palustris* L. . .	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—14)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—+)	0 (0—0)	0 (0—0)
5. Оксиломезофиты (ОМ)										
1. *Deschampsia caespitosa* (L.) P. B.	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—3.5)	0 (0—9)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)
2. *Carex canescens* L. . . .	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—+)	0 (0—0.1)	0 (0—+)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)
3. *C. flava* L.	0 (0—0.1)	0 (0—+)	0 (0—0.1)	0 (0—+)	0 (0—+)	0 (0—+)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Вид	1-я группа		2-я группа		3-я группа		4-я группа		5-группа	
	процент участия по весу	встречаемость	процент участия по весу	встречаемость	процент участия по весу	встречаемость	процент участия по весу	встречаемость	процент участия по весу	встречаемость
4. *C. panicea* L.	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0.4)	0 (0—6)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)
5. *Caltha palustris* L. . . .	0 (0—3.4)	0 (0—43)	0 (0—0.1)	0 (0—12)	0 (0—6.8)	0 (0—55)	0 (0—4.2)	0 (0—59)	0 (0—1.5)	0 (0—15)
6. *Cardamine pratensis* L.	+ (0—+)	6 (0—6)	0 (0—+)	0 (0—1)	0 (0—+)	0 (0—+)	0 (0—+)	0 (0—2)	0 (0—+)	0 (0—2)
7. *Coronaria flos-cuculi* (L.) A. Br.	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—2)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—+)
8. *Crepis paludosa* (L.) Moench	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—1)	0 (0—+)	0 (0—1)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)
9. *Epilobium palustre* L. .	0 (0—1.5)	0 (0—3)	0 (0—+)	0 (0—13)	0 (0—+)	0 (0—2)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)
10. *Equisetum palustre* L. .	0 (0—1.5)	0 (0—3)	0 (0—+)	0 (0—18)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)
11. *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim	0 (0—+)	0 (0—1)	0 (0—4.5)	0 (0—10)	0 (0—0.5)	0 (0—1)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—2)
12. *Galium uliginosum* L. . .	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—43)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—2)
13. *Geranium palustre* L. . . .	0 (0—+)	0 (0—1)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)
14. *Geum rivale* L.	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0.4)	0 (0—4)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)
15. *Juncus effusus* L. . .	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0.2)	0 (0—1)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)
16. *J. filiformis* L.	0 (0—0.1)	0 (0—3)	0 (0—0.2)	0 (0—7)	0 (0—+)	0 (0—6)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—2)
17. *J. leersii* Marss.	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—1)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)
18. *Lycopus europaeus* L.	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0.1)	0 (0—2)	0 (0—+)	0 (0—1)	+ (0—+)	1 (0—1)	0 (0—0.4)	0 (0—3)
19. *Mentha arvensis* L. . . .	0 (0—0.2)	0 (0—40)	0 (0—+)	0 (0—6)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0.5)	0 (0—14)	0 (0—+)	0 (0—17)
20. *Myosotis palustris* (L.) Nath.	+ (0—+)	1 (0—5)	0 (0—+)	0 (0—2)	0 (0—+)	0 (0—2)	0 (0—0.2)	0 (0—19)	0 (0—+)	0 (0—4)
21. *Orchis latifolia* L. . . .	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—1)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)
22. *Poa trivialis* L.	0 (0—+)	0 (0—2)	0 (0—+)	0 (0—+)	0 (0—+)	0 (0—2)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—3)
23. *Pedicularis palustris* L.	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—6)	0 (0—+)	0 (0—4)	+ (0—+)	1 (0—1)	0 (0—0)	0 (0—0)
24. *Polygonum persicaria* L.	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—+)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—3)	0 (0—0)	0 (0—0)
25. *Ranunculus acer* L. . .	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0.7)	0 (0—+)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)
26. *Scirpus silvaticus* L. . .	0 (0—1.3)	0 (0—2)	0 (0—0.3)	0 (0—11)	0 (0—1.1)	0 (0—4)	0 (0—1.4)	0 (0—1)	0 (0—+)	0 (0—+)
27. *Stellaria palustris* (Murr.) Retz.	0 (0—2.5)	0 (0—18)	0 (0—0.9)	0 (0—7)	0 (0—0.3)	0 (0—1)	0 (0—1.0)	0 (0—14)	0 (0—0.7)	0 (0—8)
28. *Valeriana officinalis* L.	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—+)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—2)
29. *Veronica scutellta* L. . .	0 (0—+)	0 (0—9)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—2)	0 (0—0)	0 (0—0)

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Вид	1-я группа		2-я группа		3-я группа		4-я группа		5-я группа	
	процент участия по весу	встречаемость	процент участия по весу	встречаемость	процент участия по весу	встречаемость	процент участия по весу	встречаемость	процент участия по весу	встречаемость
6. Эумезофиты (ЭМ)										
1. *Agropyron repens* (L.) P. B.	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—+)
2. *Agrostis alba* L.	0 (0—0.2)	0 (0—2)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0.5)	0 (0—+)	0 (0—1.3)	0 (0—+)	0 (0—1.1)	0 (0—53)
3. *Carex hirta* L.	0 (0—0.5)	0 (0—10)	0 (0—+)	0 (0—+)	0 (0—0.2)	0 (0—1)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)
4. *Cerastium arvense* L.	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—+)
5. *Festuca pratensis* Huds.	0 (0—0.1)	0 (0—+)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)
6. *F. rubra* L.	0 (0—+)	0 (0—+)	0 0—+)	0 (0—1)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)
7. *Hierochloe odorata* (L.) Wahl.	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—+)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)
8. *Phleum pratensis* L.	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—1.8)	0 (0—1)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)
9. *Poa pratensis* L.	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0.9)	0 (0—15)	0 (0—+)	0 (0—2)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0.1)	0 (0—+)
10. *Equisetum pratense* Ehrh.	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0.7 (0—0.7)	15 (0—15)	0 (0—0)	0 (0—0)	+ (0—0.2)	1 (0—6)
11. *Ficaria verna* (L.) Huds.	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—1)
12. *Galium boreale* L.	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0.1 (0—0.1)	1 (0—1)
13. *Glechoma hederacea* L.	0 (0—0.1)	0 (0—+)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—+)
14. *Potentilla anserina* L.	+ (0—0.4)	+ (0—11)	0 (0—+)	0 (0—7)	0 (0—+)	0 (0—5)	0 (0—+)	0 (0—18)	0 (0—0.1)	0 (0—11)
15. *Prunella vulgaris* L.	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—2)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)
16. *Ranunculus cassubicus* L.	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—5)
17. *Rumex acetosa* L.	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—1)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)
18. *R. crispus* L.	0 (0—0.8)	0 (0—+)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)
19. *Stellaria graminea* L.	0 (0—+)	0 (0—+)	0 (0—+)	0 (0—5)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)
20. *Taraxacum officinale* Web.	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—2)
21. *Lathyrus pratensis* L.	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—5)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—1)
22. *Trifolium pratense* L.	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—+)
23. *Vicia cracca* L.	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—1)
24. *V. sepium* L.	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—1)
7. Психромезофиты (ПМ)										
1. *Agrostis tenuis* Sibth.	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—8)	0 (0—+)	0 (0—10)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—1)
2. *Potentilla erecta* (L.) Raeusch.	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—+)	0 (0—1)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)	0 (0—0)

5. ИНФОРМАЦИОННО-СТОИМОСТНОЕ ОЦЕНИВАНИЕ ПАРАМЕТРОВ ПРИ ГРУППИРОВАНИИ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

Как уже было отмечено выше, большое значение имеет возможно более точное оценивание параметров. Выбор параметров для классификации производится в зависимости от характера самого объекта. Примененные для классификации параметры, после того как уже выделены классы (группы фитоценозов), должны быть подвергнуты оценке в целях выделения наиболее перспективных. При этом нельзя ограничиться оцениванием параметра только с точки зрения заключенной в нем информации. Чтобы добиться наиболее эффективной затраты сил и средств, необходимо ввести понятие «стоимости» параметра, для определения которой следует учитывать: 1) время, необходимое для выявления параметра; 2) затраты труда исследователями для выявления параметра; 3) материальные издержки процесса выявления параметра.

Для каждой конкретной задачи с учетом вышеуказанных соображений «стоимость» параметров может быть вполне строго определена. Очевидно, различные параметры будут обладать разной «стоимостью». Так, например, редкие виды растений, несущих больше информации, будут и более «дорогими».

В данном случае задача поставлена в общем виде и дан алгоритм для ее решения.

Рассмотрим задачу оценивания параметров в общем виде. Пусть R_1, R_2, . . ., R_n — исходные классы данного объекта, S_1, . . ., S_m — все возможные параметры, находящиеся в распоряжении исследователя; Q_1 ,. . ., Q_m — «стоимость» параметров.

Априорные вероятности распределения классов $P(R_i)$ и условные вероятности $P\ (S_j/R_i)$ задаются на основании результатов классификации. Тогда в основу критерия информационного оценивания параметров может быть взята энтропия ситуации по Шеннону:

$$E_k = \sum_{i=1}^{n} P_i^k \log_2 P_{.i}^k. \qquad (2)$$

Так как этот критерий уже вошел в геоботанические исследования, то более подробно на нем останавливаться не будем.

Если получена какая-либо классификация, то каждому классу будет соответствовать определенная комбинация параметров. Это означает, что в данном конкретном классе какие-либо параметры должны быть обнаружены, другие параметры не должны быть обнаружены, выявление же третьих параметров для данного класса безразлично. На основании вышеизложенного может быть построена матрица (таблица), где каждому классу будут соответствовать определенные комбинации векторов (фитоценозов) (табл. 3). Матрица R_i определяет i-й класс (исход).

ТАБЛИЦА 3

Представление i-го класса (исхода) в общем виде ($i = 1,2,\ldots, n$)

$$R_i = \left\| \begin{array}{l} 10\ .\ .\ .\ .\ .\ .\ .\ .\ .\ .\ .\ .\ -1 \\ 10\ .\ .\ .\ .\ .\ .\ -1\ .\ .\ .\ .\ .\ 0 \\ .\ .\ .\ .\ .\ .\ .\ .\ .\ .\ .\ .\ .\ .\ . \\ .\ .\ .\ .\ .\ .\ .\ .\ .\ .\ .\ .\ .\ .\ . \\ 10-1\ .\ .\ .\ .\ .\ .\ .\ .\ .\ .\ 0 \end{array} \right\|$$

ТАБЛИЦА 4

Вероятности исходов $P(R_i)$

R_i	R_1	R_2	R_3
$P(R_i)$	0.35	0.25	0.40

ТАБЛИЦА 5

Стоимости параметров

S_j	S_1	S_2	S_3
$Q(S_j)$	1	1	2

ТАБЛИЦА 6

Условные вероятности

Параметр	$P(S_j/R_3)$	$P(S_j/R_2)$	$P(S_j/R_3)$
S_1	0.0	1.0	0.5
S_2	0.15	0.05	0.5
S_3	1.0	0.0	0.5

ТАБЛИЦА 7

Исходы примера R_i

$$R_1 = \begin{Vmatrix} -1 & 0 & 1 \end{Vmatrix}$$
$$R_2 = \begin{Vmatrix} 1 & 0 & -1 \end{Vmatrix}$$
$$R_3 = \begin{Vmatrix} -1 & 0 & -1 \\ 1 & 0 & 1 \end{Vmatrix}$$

ТАБЛИЦА 8

Критерий N_k^i

N_0	$N_1^{s_1}$	$N_1^{s_2}$	N_1^{s}
4	2	4	2

ТАБЛИЦА 9

Иформационно-стоимостная стратегия

$W_1^{s_1}$	$W_1^{s_2}$	$W_1^{s_3}$
$\frac{1}{2}$	Не определяется	1

ТАБЛИЦА 10

Стоимостная стратегия

$Q_{s_1}^1$	$Q_{s_2}^1$	$O_{s_3}^1$
3.0	4.0	3.0

Каждая строка в этой таблице (матрице) обозначает определенную комбинацию параметров для класса (исхода) R , причем «1» означает, что параметр должен быть обнаружен, «—1» — не должен быть обнаружен «0» — что обнаружение или не обнаружение данного параметра не имеет значения.

Очевидно, что те параметры, которые имеют больше значений «1» и «—1» и будут более информативными. Тогда в основу информационного оценивания параметра может быть положен следующий критерий:

$$N_{k+1}^{j} = (N_k - c_j^k)\, P(S_j) + (N_k - b_j^k)\, P(\bar{S}_j); \quad N_{k+1}^{j} = \min, \tag{3}$$

где N_k — число строк матрицы R_i, после k-го шага оценивания параметров, c_j^k — число строк матрицы R_i, в которых параметр S_j имеет значение «—1», а b_j^k — значение «1». Значение $P\ (S_j)$ может быть рассчитано по формуле полной вероятности.

Смысл этого критерия заключается в следующем. Тот параметр, который в среднем больше всего сокращает число возможных комбинаций векторов (фитоценозов), и будет оптимальным по данному критерию.

Если же стоимость параметра разделить на количество векторов (фитоценозов), которые можно исключить из дальнейшего рассмотрения при исследовании данного параметра, то можно получить информационно-стоимостную оценку, которая имеет следующий вид.

$$W_j = \frac{Q_j}{N_k - N_{k+1}^{j}} = \min. \tag{4}$$

Имея классификацию растительных сообществ, можно просмотреть все варианты последовательного определения параметров. Для этого образуем «дерево» возможных исходов, показанное на рис. 2. Некоторые «ветви» этого «дерева» заканчиваются поперечной чертой, символизирующей определение класса фитоценозов. Затем просматриваем все «дерево» с конца его «ветвей». Для этого умножаем «стоимость» данного параметра на вероятность его обнаружения (+1) или необнаружения (—1), в зависимости от того, чем кончается «ветвь». В узловых точках, т. е. точках, где имеется выбор между определением того или иного параметра, останавливаемся на том, который обладает меньшим значением этого произведения «стоимости» на вероятность его обнаружения или необнаружения, т. е. меньшими затратами при исследовании этого параметра. Поднимаясь постепенно вверх по «дереву», можно достичь его «вершины», т. е. просмотреть все возможные варианты последовательности оценивания параметров. Выбор должен остановиться на том варианте, который по вышеуказанному критерию дает наименьшие потери. Данный алгоритм учитывает стоимость глобальным образом и построенный таким образом критерий называется стоимостным критерием. Аналитическое выражение этого критерия следующее.

$$Q_{j_1}^{k+1} = Q_{j_1} + Q_{j_1,+1}^{k+2} P(S_{j_1}) + Q_{j_1,-1}^{k+2} P(\bar{S}_{j_1}), \tag{5}$$

где $Q_{j_1,+1}^{k+2}$ и $Q_{j_1,-1}^{k+2}$ — потери оптимального поведения на следующем $k+2$-м этапе, соответственно при наличии и при отсутствии параметра S_{j_1}. Совершенно аналогично определяются потери для других параметров $S_{j_2}, \ldots, S_{j_{m-k}}$. Очевидно, что из параметров $S_{j_1}, \ldots, S_{j_{m-k}}$, оптимальным будет тот, который обеспечивает минимальные потери, т. е.

$$Q_{j_g}^{k+1} = \min \{Q_{j_z}\}; \quad z = 1, \ \ldots, \ m-k. \tag{6}$$

Как видно, выражения 5 и 6 связывают дальнейшие потери при оптимальном поведении на двух следующих друг за другом этапах процесса оценивания параметров и являются, по сути дела, выражением принципа оптимальности Р. Беллмана (1960). Для реализации оптимального процесса классификации нужно просмотреть все «дерево» с конца его «ветвей» с помощью выражений 5 и 6. Это можно сделать путем полного перебора. Очевидно, что подобная процедура в более или менее реальных случаях чрезвычайно громоздка и реализуется лишь с помощью вычислительных машин (рис. 2).

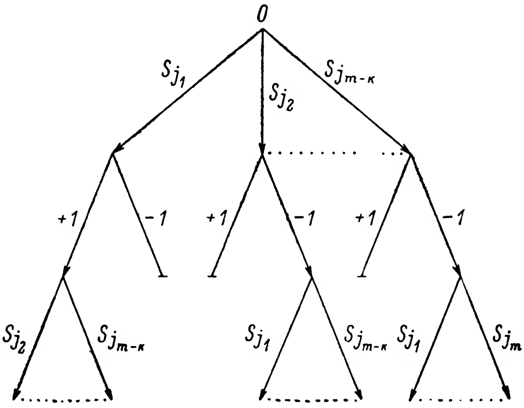


Рис. 2. «Дерево» исходов

Разберем вышеупомянутые алгоритмы на конкретном примере. Так как любой практически реальный случай требует громоздких расчетов, выходящих за пределы вычислительных возможностей человека, то приведенный пример носит лишь иллюстративный характер и безусловно не имеет глубокого биологического смысла.

Пусть известно, что данный фитоценоз принадлежит к формации стройноосоковой, к одной из двух групп: 1) с преобладанием растений гидромезофильного ряда R_1, 2) с преобладанием растений оксиломезофильного ряда R_2. В качестве оцениваемых признаков целесообразно брать не один вид растения, так как почти любой вид может встречаться или не встречаться в каждой из этих групп, а сочетание каких-либо видов растений. В данном случае S_j ($j=1, 2, 3$) принято наличие хотя бы одного из двух видов растений.

S_1 — *Carex inflata* Huds., *Deschampsia caespitosa* (L.) P. B.
S_2 — *Phragmites communis* Trin., *Digraphis arundinacea* (L.) Trin.
S_3 — *Acorus calamus* L., *Mentha aquatica* L.

Если исходить из трех вышеназванных параметров, то может возникнуть ситуация, когда будет невозможно отнести фитоценоз к одной из двух исходных групп. В этом случае будет необходимо определение новых параметров, что выходит за рамки поставленного примера. Обозначим эту ситуацию R_3 — отказ.

Результаты расчетов приведены в следующих таблицах (табл. 4—10).

Вероятности $P(R_i)$ и $P(S_j/R_i)$ и таблица классов (исходов) R_i заданы на основании результатов группирования. «Стоимости» параметров определены на основании ранее собранного материала. Для решения конкретных задач «стоимости» параметров должны быть подсчитаны точно и их значение в каждом конкретном случае будет различным.

Вероятности $P(S_j/R_i)$ не образуют полную систему событий и поэтому их сумма не равна 1.

«Дерево» исходов примера показано на рис. 3. На этом «дереве» показана «стоимость» процедуры классификации при различной последовательности определения параметров.

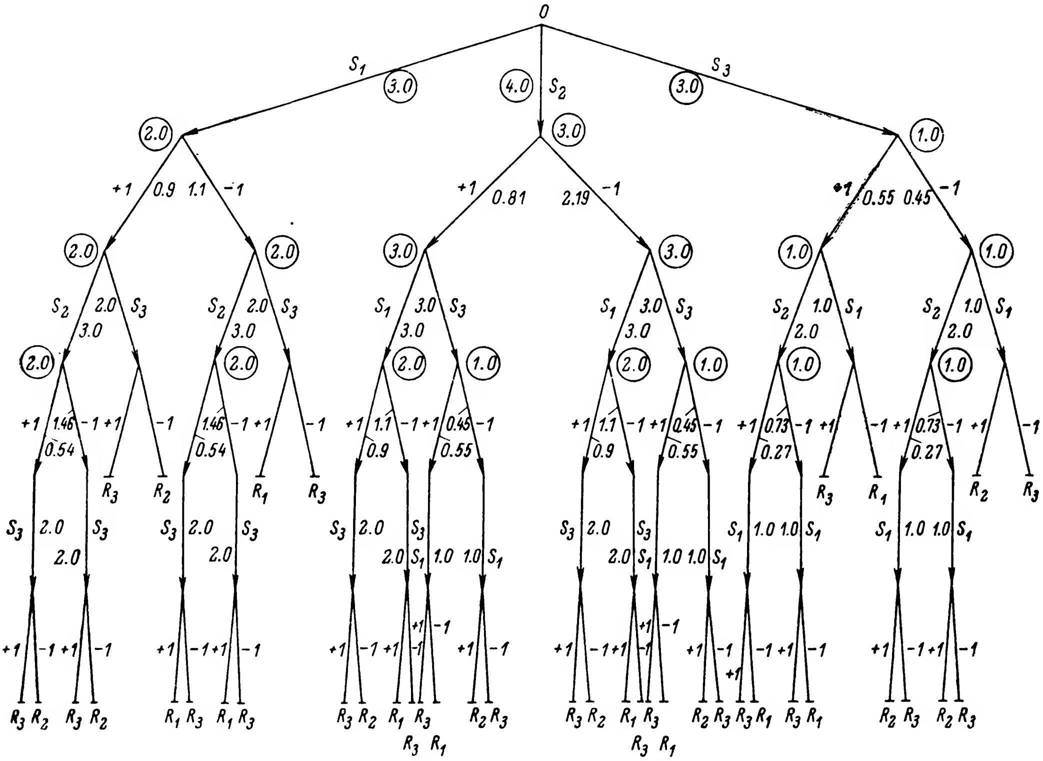


Рис. 3. «Дерево» исходов для конкретного примера

Как видно из данных таблицы 4—10, каждый критерий оценивает параметры по-разному. Очевидно, что выбор того или иного критерия оценивания параметров зависит от конкретно поставленной задачи. Если нет ограничений в средствах, можно пользоваться информационными критериями, в противном же случае целесообразно использование стоимостной или информационно-стоимостной стратегии оценивания параметров.

ЛИТЕРАТУРА

Альтерман А. З., Л. А. Растригин. (1972). Об одной реализации диалога человек—машина в геоботанике. В сб.: Адаптивные системы, I. — Альтерман А. З., Л. А. Растригин, Г. С. Сабардина. (1973). Алгоритмы классификации растительных сообществ. ИАН Латв. ССР, 3 : 3338. — Беллман Р. (1960). Динамическое программирование. — Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. — Грейг-Смит П. (1967). Количественная экология растений. — В. Я. Лумельский. (1970). Методы диагонализации матрицы связи в задачах обработки больших массивов информации. Автореф. дисс. — Терентьев П. В. (1959). Метод корреляционных плеяд. Вестн. ЛГУ, 9. — Фрей Т. (1967). О математико-фитоценологических методах классификации растительности. Автореф. дисс. — Цыпкин Я. З. (1968). Адаптация и обучение в автоматических системах. — Goodall D. W. (1954). Objective methods for the classification of vegetation. III. An essay on the use of factor analysis. Austral. J. Bot., 2 : 304—324. — Williams W. T. a. J. M. Lambert. (1961). Multivariate methods in taxonomy. (Report of symposium). Taxon, 10 : 205—211.

Институт биологии
Академии наук
Латвийской ССР,
Рига.

(Получено 14 XI 1972).

УДК 58.08 . 581.526.45 : 631.8

В. Д. Лопатин

ИЗМЕНЕНИЕ ЯРУСНОГО РАСЧЛЕНЕНИЯ ТРАВОСТОЯ ЛУГОВ ПРИ УДОБРЕНИИ

V. D. LOPATIN. CHANGES IN THE LAYER STRATIFICATION OF GRASSLAND STAND AFTER FERTILIZATION

В статье изложена методика изучения ярусного расчленения травостоя лугов. Ярусность автором понимается по А. П. Шенникову. Для каждого яруса находятся 6 количественных показателей: высота (H), толщина (h), межъярусный промежуток (l), степень отчленения (d), масса (m), степень выраженности (D). По этим показателям дается сравнение ярусного строения четырех лугов, образующих ряд улучшения местообитания. По мере улучшения среды увеличивается высота всех ярусов, упрощается строение травостоя, фитомасса от низкорослых растений перемещается к высокорослым и сосредоточивается в растениях I яруса. Величина различий ярусного строения, определенная по количеству резко изменяющихся показателей, прямо пропорциональна величине различий, установленной по прибавке урожая сена, выраженной в процентах.

Ярусное строение лугового травостоя понимается нами по А. П. Шенникову (1964 : 113); он различает: «1 — ярус трав первой величины (высокие или верховые злаки, крупные двудольные и пр.); 2 — ярус трав второй величины (низовые злаки и сходные по высоте другие растения); 3 — ярус низкорослых трав (например, лютик ползучий, черноголовка и др.); 4 — ярус стелющихся трав (гусиная лапчатка)».

В своих исследованиях, за редким исключением, мы IV ярус не выделяли. Он хорошо отчленяется, если верхние ярусы очень слабо выражены. Обычно же, при более или менее хорошем развитии верхних ярусов, растения IV яруса сильно вытягиваются и достигают высоты III яруса. Б. А. Быков (1970 : 70), следуя Хульту (Hult, 1881), также выделяет 3 яруса — высоких, средних и низких трав. Вероятно, было бы более последовательным, как делают многие другие исследователи, считать травяной покров одним ярусом, а при вертикальном расчленении разделять его на подъярусы, но поскольку мы следуем Шенникову, то и оставляем принятую им терминологию. Хотя вид растения определяет его принадлежность к тому или иному ярусу, но, как предлагает Шенников (1938 : 101), если вид в данном ценозе очень угнетен и отличается низкой жизненностью по сравнению с другими видами того же яруса, он смещается в более низкий ярус. Поэтому в отдельных конкретных случаях виды I яруса могут быть отнесены ко II, а II к III ярусу и крайне редко бывает, когда какой-либо вид, наоборот, имеет очень высокую по сравнению с другими видами слагающими ценоз, жизненность, когда он из II яруса переходит в I, или из III во II. Таким образом, резделение видов по высоте растений при определении принадлежности их к тому или иному ярусу не абсолютно.

Методика описания и анализа ярусного сложения травостоя слабо разработана. Так, по Шенникову (1938 : 101): «При описании ярусов, после замечания о степени их обособленности, для каждого из них указывается: 1) названия преобладающих растений, 2) средняя высота яруса, 3) проективное покрытие, 4) плотность». С тех пор мало что изменилось. П. Д. Ярошенко (1961 : 390) в бланке описания предлагает описывать характер ярусности без каких-либо пояснений; обозначать ярусы римскими цифрами и не путать их с пологами (1961 : 376). В последнем его руководстве по геоботанике (1970 : 158) сказано: «Желательно отмечать высоту основной массы травостоя, под которой следует понимать верхний уровень той части травостоя, которая является более или менее густой, но выше которой густота уже резко падает. . .». Поэтому придется остановиться на методике, которую мы применяли при изучении ярусного расчленения травостоя. Очевидно, что разработка методики количественной оценки ярусного сложения травостоя необходима. Этому придается большое значение в «Программе и методике биогеоценологических исследований» (Сукачев, Дылис, 1966 : 87), однако в этом руководстве делается лишь ссылка на специальные методические пособия, но ни в одном из этих пособий нет более подробной методики изучения ярусности травостоя лугов, чем в книге Шенникова (1938), которую мы цитируем.

Четкую количественную характеристику распределения фитомассы по высоте дает метод срезания травостоя через 5—10 см с определенного количества пробных площадок. Однако ярусное сложение фитоценоза в понимаемом нами смысле изучить этим методом невозможно. Разбор пробного укоса по видам для определения их весовых соотношений в надземной фитомассе даст возможность вычислить массу каждого яруса, но это лишь один из количественных показателей ярусного сложения и не всегда достаточно полно отражает степень выраженности яруса, поскольку последняя определяется не только массой, но и тем, насколько хорошо данный ярус отчленен от других ярусов.

При изучении ярусного сложения травостоев мы предложили определять следующие количественные показатели для каждого яруса: высота (H), толщина (h), межъярусный промежуток (l), масса (m), степень отчлененности (d), степень выраженности (D). Первые три показателя определяются исходя из измерений высоты растений и выражаются в см. Для этого надо иметь измерения высоты всех видов растений, слагающих травостой. При недостатке времени достаточно измерить 15—20 наиболее обильных видов, чтобы их масса составляла не менее 80% от всей массы травостоя. Измерения производятся мерной рейкой с закругленным концом и градуированной с точностью до 1 см. Опыт показывает, что достаточно измерить 11 случайно взятых растений каждого вида. Большее количество измерений желательно в тех случаях, когда высота особей данного вида сильно колеблется, но и тогда при 11 измерениях возможная ошибка при вычислении средней обычно не превышает 5% и статистически допустима. В качестве средней высоты берется медиана, т. е. при 11 измерениях шестая цифра в ранжированном ряду. Ювенильные и недоразвитые особи для определения средних высот растений не измеряются. Их высоту полезно знать, но для других целей.

Средняя высота яруса вычисляется путем умножения средней высоты каждого вида на его массу (обилие), полученные произведения суммируются и сумма делится на массу всех видов данного яруса, для которых измерялась высота. Таким образом получается средняя взвешенная высота яруса. В большинстве случаев она равна полусумме средних высот самого высокого и самого низкого вида, но отклоняется от нее, когда один вид, близкий по высоте к самому высокому или самому низкому, значительно (в 2—3 раза) превосходит по обилию остальные виды. Однако, по нашим данным, в аналогичных случаях отклонения наблюдались лишь на одном луге и не превышали $\pm 3\%$, каковыми можно пренебречь и определять среднюю высоту яруса (H) по полусумме средних высот самого высокого и самого низкого вида данного яруса.

Поверхность яруса не является плоскостью и имеет известную толщину (h), точнее — амплитуду колебаний поверхности, которая определяется амплитудой колебаний средних высот видов, слагающих ярус. Разность между средней высотой наиболее низкого вида данного яруса и наиболее высокого из последующего яруса названа межъярусным промежутком (l). При трехъярусном строении травостоя получаются 2 промежутка. Величина межъярусного промежутка для первого яруса (l_1) равна величине верхнего, для второго (l_2) — полусумме обоих промежутков и для третьего (l_3) — величине нижнего промежутка. При расчете величин H, h и l не нужно принимать во внимание очень малообильные виды (менее 1% весового участия или обилия), если они образуют границы поверхности яруса.

Ярусность наиболее полно выражена в период максимального развития травостоя и на лугах обычно совпадает с периодом цветения тимофеевки луговой. Поэтому сбор данных для изучения ярусного строения следует проводить в близкие к этому периоду сроки, но и не ранее начала цветения овсяницы луговой.

Масса яруса (m_i) — сумма веса всех растений яруса по данным видового анализа пробного укоса в процентах от веса всей надземной фитомассы. Она показывает весовое участие или суммарное весовое обилие видов, слагающих ярус. Для определения массы яруса возможно пользоваться и суммой покрытий или других показателей обилия, так как они в значительной степени и положительно коррелируют между собой, что показано в работе В. Ф. Лобановой (1971). Но мы в своих исследованиях пользовались весовым обилием как наиболее объективным и точным.

Два последних показателя, степень отчлененности (d) и степень выраженности (D) вычисляются по следующим формулам:

$$d_i = \frac{l_i}{h_i}; \quad D_i = m_i d_i K.$$

Таким образом, степень отчлененности данного яруса (d_i) является отношением межъярусного промежутка (l_i) к его толщине (h_i). Степень выраженности — произведение массы яруса на степень его отчленения и на коэффициент K. Коэффициент K вводится для того, чтобы полученные значения степени выраженности для разных травостоев были сравнимы и вычисляется по формуле:

$$K = \frac{100}{\sum_{i=1}^{n} m_i d_i}.$$

С помощью этого коэффициента сумма степеней выраженности всех ярусов делается равной 100, а формулу можно записать так:

$$D_i = \frac{100 m_i d_i}{\sum_{i=1}^{n} m_i d_i}.$$

Но лучше вычисления вести по первой формуле, а K вычислять отдельно, так как для всех ярусов данного травостоя коэффициент одинаковый.

Для того чтобы показать несложность и небольшую трудоемкость вычислений, приведем один пример. Травостой естественного луга на Киваче в 1963 г. имел колебания средних высот растений первого яруса 105—83 см, второго — 78—50 см и третьего — 39—25 см. Отсюда $H_1 = \frac{105+83}{2} = 94$ см, $H_2 = \frac{78-50}{2} = 64$ см и $H_3 = \frac{39+25}{2} = 32$ см, $h_1 = 105-83 = 22$ см, $h_2 = 78-50 = 28$ см, $h_3 = 39-25 = 14$ см. Межъярусные промежутки, верхний $83 - 78 = 5$ см, нижний $50 - 39 = 11$ см. Отсюда $l_1 = 5$ см, $l_2 = \frac{5+11}{2} = 8$ см и $l_3 = 11$ см. Степень отчленения $d_i = \frac{l_i}{h_i}$, $d_1 = \frac{5}{22} = 0.23$, $d_2 = \frac{8}{28} = 0.29$ и $d_3 = \frac{11}{14} = 0.79$. Масса ярусов по сумме весового обилия видов, составляющих ярус, у нас определена по данным видового анализа пробного укоса в четырех повторностях и равна $m_1 = 38\%$, $m_2 = 32\%$, $m_3 = 30\%$. Для вычисления степени выраженности ярусов надо сперва рассчитать произведение $d_i m_i$, а затем K. Отсюда $d_1 m_1 = 0.23 \cdot 38 = 8.74$, $d_2 m_2 = 0.29 \cdot 32 = 9.28$, $d_3 m_3 = 0.79 \cdot 30 = 23.7$. $K = 100 : (8.74 + 9.28 + 23.7) = 2.4$. Таким образом $D_1 = 8.74 \cdot 2.4 = 21$, $D_2 = 9.28 \cdot 2.4 = 22.2$, $D_3 = 23.7 \times 2.4 = 56.8$.

Для изучения влияния поверхностного внесения удобрений на изменение ярусного строения травостоя были взяты 3 объекта. Сеяный луг на территории заповедника Кивач в возрасте 21 год, сеяный луг на агробазе близ Петрозаводска в возрасте 20 лет и луг, развившийся на залежи в возрасте более 20 лет [1] и за последние 16 лет не удобрявшийся. Первые два луга ежегодно удобрялись в среднем $N_{85}P_{65}K_{85}$ и раз в 5 лет вносилась известь. Травостои этих лугов крупнозлаковые, причем на Киваче значительно преобладает ежа сборная, исходная почва несколько богаче, лучше дренирована и урожай выше, чем на сеяном лугу на агробазе. На последнем дернина несколько плотнее, так как удобрения вносятся машинами, меньше ежи сборной и пырея ползучего. Залежный луг на Киваче, условно названный нами естественным, развит на той же исходной почве, что и сеяный луг. Данные по ярусности на естественном лугу отбирались в 1963 г., когда там еще было много верховых злаков с преобладанием овсяницы луговой, и в 1970 г. К этому времени, поскольку сенокос производился, а удобрений не вносилось, травостой значительно выродился и стали преобладать манжетка и низовые злаки.

---

[1] Травостой сеяных лугов состоит из 48 диффузно произрастающих видов.

Таким образом, мы имеем ряд — выродившийся луг не удобрявшийся 16 лет, тот же луг, но не удобрявшийся 8 лет, сеяный луг, удобрявшийся 20 лет, и сеяный луг на несколько более богатой почве, удобрявшийся 21 год. В качестве интегрального количественного показателя условий местообитания мы берем урожайность сена в ц/га, тогда ряд может быть выражен следующим образом: 27—42—65—73, следовательно условия местообитания у второго луга лучше чем у первого на 15 ц/га или на 55%, у третьего по сравнению со вторым — на 23 ц/га или тоже на 55% и у четвертого по сравнению с третьим — на 8 ц/га или на 12%.

Количественные показатели ярусного сложения лугов приводятся в табл. 1. Как видно из таблицы, по мере улучшения условий местообитания увеличивается высота всех ярусов, вместе с тем увеличивается толщина ярусов и уменьшаются межъярусные промежутки, что приводит к уменьшению степени отчлененности ярусов. В I ярусе наиболее резкое изменение степени отчлененности происходит между травостоями первого и второго луга, во II ярусе — 2 скачка, между первым и вторым и между вторым и третьим, в III ярусе опять один скачек — резкое уменьшение в промежутке между вторым и третьим лугом.

ТАБЛИЦА 1

Количественные показатели ярусного строения сравниваемых лугов (на Киваче)

Название луга	I ярус						II ярус						III ярус						нижняя граница, см
	H_1	h_1	l_1	d_1	m_1	D_1	H_2	h_2	l_2	d_2	m_2	D_2	H_3	h_3	l_3	d_3	m_3	D_3	
1. Естественный луг, данные 1970 г. Урожай 27 ц/га сена	75	22	10	0.5	11	6	46	17	10	0.6	41	31	22	10	10	1	48	63	10
2. Естественный луг, данные 1963 г. Урожай 42 ц/га сена	94	22	5	0.2	38	21	64	28	8	0.3	32	22	32	14	11	0.8	30	57	25
3. Сеяный луг на агробазе, данные 1970 г. Урожай 65 ц/га . . .	116	25	8	0.3	63	76	75	41	6	0.15	34	20	36	14	4	0.3	3	4	32
4. Сеяный луг на Киваче, данные 1970 г. Урожай 73 ц/га сена	118	31	6	0.2	94	96	75	44	4.5	0.1	6	3	44	13	3	0.2	+	1	37

Примечание. Цифры в таблице округлены, но расчеты проводились без округления; подчеркнуты места, где происходит резкое изменение количественных показателей.

В первых и третьих ярусах масса и степень выраженности травостоев сравниваемых лугов изменяются аналогично, но обратно пропорционально. В I ярусе по мере улучшения условий местообитаний они увеличиваются, причем степень выраженности возрастает значительно резче, чем масса, в III ярусе эти показатели уменьшаются. Фитомасса из яруса низкорослых растений перемещается к растениям I яруса. Во вторых ярусах масса и степень выраженности тоже уменьшаются, но более плавно, причем резкие уменьшения этих показателей происходят между третьим и четвертым лугом. II ярус деградируется только на луге с самыми лучшими условиями местообитания, а III ярус — в четвертом и третьем. От самого бедного луга к наиболее богатому увеличиваются средние высоты III яруса и наиболее низкого растения, образующего нижнюю границу яруса, и особенно резко между первым и вторым лугом. Очевидно, это связано с тем, что на естественных лугах с бедной почвой нет сильного затенения верхними ярусами. Розеточные листья растений III яруса могут располагаться горизонтально, а другие низкорослые виды не испытывают необходимости тянуться вверх. Поэтому III ярус хорошо развит (степень выраженности достигает 57—63) и хорошо отчленен от II, степень отчлененности весьма высока — от 0.8 до 1.0. На богатых лугах, где суммарная выраженность верхних ярусов составляет 96—99, а особенно хорошо выражен I ярус (76—96), очень велика разница в высоте низкорослых растений. У ряда видов с розеткой листьев, как например у одуванчика, кульбабы осенней и других, все листья стоят вертикально. Сильно вытягиваются в высоту стебли низовых злаков и разнотравья, а также черешки листьев клеверов и манжеток.

Как видно из табл. 1, между первым и вторым лугом резкие изменения количественных показателей имеются по 5 показателям I яруса, по двум показателям у II и III ярусов. Следовательно, наибольшие отличия наблюдаются по I ярусу.

Сравнения второго и третьего луга показывают, что здесь максимальные различия имеются в третьих ярусах. 3 резкие изменения показателей наблюдаются в I ярусе, 2 — во II и 4 — в III. Между третьим и четвертым лугом резкие изменения имеются лишь по II ярусу. Таким образом, общее количество резко изменяющихся показателей при сравнении первого луга со вторым равно 9, второго с третьим — тоже 9 и третьего с четвертым — 2. Соотношение 9 : 9 : 2 или 1 : 1 : 0.22. Напомним, что соотношение улучшения условий существований равно 55 : 55 : 12 или 1 : 1 : 0.22. Как можно увидеть из сопоставления соотношений, характеризующих степень изменения ярусного сложения травостоев сравниваемых лугов и степень улучшения их местообитаний, в данном случае соответствие между ними полное. На самом бедном лугу выражены II и III ярусы. По мере улучшения условий среды сперва появляется I ярус за счет некоторого ослабления II яруса, затем деградируется III ярус и резко увеличивается выраженность I яруса и, наконец, вся фитомасса перемещается к растениям I яруса, почти совсем исчезает не только III ярус, но и II.

Как видно из коэффициентов корреляции, приведенных в табл. 2, по мере увеличения урожайности увеличивается масса и степень выраженности I яруса, поднимается нижняя граница III яруса,[1] уменьшается масса

ТАБЛИЦА 2

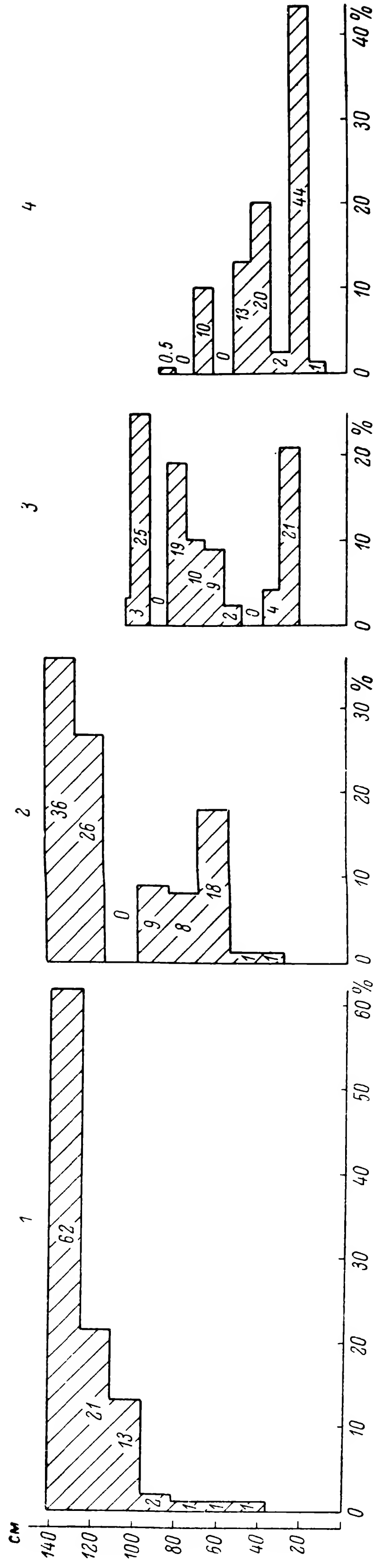
Связи между некоторыми количественными показателями ярусного сложения и урожайностью сравниваемых лугов, выраженные коэффициентом корреляции

Показатели	D_1	m_1	D_2	m_2	D_3	m_3	Урожай
Урожай	+0.99	+0.96	—0.89	—0.78	—0.97	—0.97	—
Высота (H) I яруса . . .	+0.96	+0.94	—	—	—	—	—
II яруса . . .	—	—	—0.78	—0.65	—	—	—
III яруса . . .	—	—	—	—	—0.98	—0.93	—
Нижняя граница поверхности III яруса	+0.94	+0.97	—0.90	—0.78	—0.89	—0.98	+0.98

Примечание. Критическое значение коэффициента корреляции при уровне значимости 0.05 равно 0.914.

---

[1] Нижняя граница III яруса равна средней высоте самого низкого растения.



Распределение фитомассы видов растений в фитоценозах по классам высоты

1 — луг, посеянный в 1950 г., по данным 1970 г.; *2* — луг, посеянный в 1951 г., по данным 1970 г.; оба луга ежегодно удобряются; *3* — естественный неудобряемый луг на залежи, по данным 1963 г.; *4* — тот же луг, по данным 1970 г. *По вертикали* отложена высота в см; *по горизонтали* — вес в процентах от общего веса в/с массы травостоя. *Цифры внутри столбиков* обозначают процент массы растений данного класса высоты

и выраженность нижних ярусов. При увеличении высоты ярусов наблюдается совершенно аналогичная зависимость изменения их массы, выраженности, величины нижней границы III яруса, как и при росте урожайности. Необходимо отметить, что получены очень высокие коэффициенты корреляции для I и III ярусов. Во II ярусе они меньше и имеют пониженную достоверность с вероятностью ошибки свыше 5%. По-видимому, II ярус изменяется более автономно, чем другие. Как правило, корреляционные связи степени выраженности выше, чем массы ярусов, что говорит о большей выразительности первого показателя. Только высота нижней границы III яруса большей частью лучше коррелирует с массой. Вывод о том, что при улучшении условий существования, количественно выраженном увеличением урожайности, происходит перемещение фитомассы от низкорослых к высокорослым растениям, увеличиваются высота и степень выраженности I яруса, деградируется III и в значительной мере II ярусы, что подтверждается и исследованием корреляционных связей.

По данным распределения растений по высоте и их массе мы пытались найти более строгий способ расчленения на ярусы, чем принятый нами по Шенникову, и способ графического выражения. Первая задача осталась не решенной, вторая решена не в полной мере. Без разделения видов по высоте на классы график получается сумбурный и невыразительный. Разделение же на классы высоты так, чтобы выявились все межъярусные промежутки и ярус не разбивался на 2 подъяруса, осуществить весьма трудно и потребовало больше времени, чем вычисление всех показателей табл. 1. Не всегда удается при любой комбинации размера и начала отсчета классов удовлетворить необходимые требования к графикам полностью. На наших графиках (см. рисунок) отсчеты классов начинаются с 37, 30, 23, 10 см, а размеры равны 15, 15,9 и 9 см. На графиках выделено 5 из 8 межъярусных промежутков и они немного смещены, все же графики дают довольно правильное, хотя и несколько искаженное представление распределения растений по высоте и соответствующей им фитомассы.

Самый бедный луг, как видно на рисунке (*4*), имеет низкорослый травостой, хорошо выраженный III ярус, менее четко — II и очень слабо выраженный I ярус, причем разбитый на два подъяруса. Межъярусный промежуток между II и III ярусами на графике выявился неполностью. На том же луге, но по данным 1963 г. (*3*), оба межъярусных промежутка на графике выделяются четко, хотя несколько смещены по сравнению с натурой. На сеяном лугу (2) III ярус не выражен, второй межъярусный промежуток не выявляется, его величина меньше величины класса. На первом графике нет ни одного межъярусного промежутка. Сравнивая графики в направлении улучшения условий существования (справа налево) видно увеличение высоты травостоя, упрощение ярусного расчленения травостоя и перемещение фитомассы от низкорослых видов к высокорослым. Таким образом, графики свое назначение — дать наглядное представление о найденных с помощью количественных показателей закономерностях изменения ярусного строения сравниваемых лугов в общем выполнили.

ЛИТЕРАТУРА

Быков Б. А. (1970). Введение в фитоценологию. — Лобанова В. Ф. (1971). Сравнение некоторых методов учета обилия и встречаемости видов растений в луговых сообществах. Бот. ж., 56, 5. — Сукачев В. Н., Н. В. Дылис. (1966, ред.). Программа и методика биогеоценологических исследований. — Шенников А. П. (1938). Методика геоботанического исследования лугов и луговых пастбищ. В кн.: Методика полевых геоботанических исследований. — Шенников А. П. (1964). Введение в геоботанику. — Ярошенко П. Д. (1961). Геоботаника. — Ярошенко П. Д. (1970). Геоботаника. — Hult K. (1881). Försok till analytisk behanling af växtoformationera. Mendel. Soc. pro Fauna et Flora fennica, 8.

Институт биологии
Карельского филиала
Академии наук СССР,
Петрозаводск.

(Получено 13 III 1972).

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.662 (68)

В. П. Бочанцев

ВИДЫ ПОДТРИБЫ *KOCHIEAE* MOQ. (СЕМ. *CHENOPODIACEAE*) ЮЖНОЙ И ЮГО-ЗАПАДНОЙ АФРИКИ

V. P. BOTSCHANTZEV. SPECIES OF THE SUBTRIB. *KOCHIEAE* MOQ. (FAM. *CHENOPODIACEAE*) FROM SOUTH AND SOUTH-WEST AFRICA

В статье уточняется видовой состав подтрибы *Kochieae* Moq. Южной и Юго-Западной Африки и описывается новый вид рода *Chenolea* Thunb.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

1. Околоцветник при плодах без придатков или с тупыми губчатыми толстыми опушенными выростами . . . . I. *Chenolea* Thunb.

+ Околоцветник при плодах крылатый. Крылья пленчатые голые . . . . II. *Kochia* Roth.

I. *CHENOLEA* THUNB.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Волоски опушения листьев и околоцветников гладкие. Листья острые. Цветки в пазухах прицветных листьев по одному. Околоцветник при плодах имеет иногда толстые тупые губчатые опушенные выросты . . . . 1. *Ch. diffusa* Thunb.

+ Волоски опушения листьев и околоцветников шероховатые. Листья тупые. Цветки в пазухах прицветных листьев по 1—3. Околоцветник при плодах всегда без выростов . . . . 2. *Ch. dinteri* Botsch.

а) **sect. *Chenolea***

1. *Chenolea diffusa* Thunb. 1781, Nov. Gen. Plant. 1 : 10. — *Salsola diffusa* (Thunb.) Thunb. 1794, Prodr. Plant. Cap.: 48. — *S. sericea* Aiton 1789, Hort. Kew. 1 : 317. — *S. canescens* Desf. 1804, Tabl. Bot.: 41. — *Kochia sericea* (Aiton) Schrad. 1809, Neues Journ. Bot. 3,3—4 : 87. — *Chenopodium sericeum* (Aiton) Spreng. 1824, Syst. Veget. 1 : 291. — *Echinopsilon sericeum* (Aiton) Moq. 1840, Chenop. Monogr. Enum.: 89. — *E. diffusum* (Thunb.) Moq. 1849, in DC. Prodr. 13, 2 : 137.

Тип: Africa Australis. Ad caput Bonae-Spei, Thunberg (UPS). Не видел.

Распространение: Южная и Юго-Западная Африка.

b) sect. *Chenoleoides* Ulbrich

2. **Chenolea dinteri** Botsch. sp. nov. — Frutex divaricato-ramosus ca 30 cm altus. Rami juveniles pilis sat longis levibus crispatis patentibus dense vestiti. Folia alterna, caulina ad 9 mm longa et 2.5 mm lata, plana linearia obtusa, pilis sat longis scabridis rectis appressis dense tecta. Flores ebracteolati axillares solitarii vel 2—3 glomerulati, in inflorescentiis spiciformibus multifloris paniculas congestis formantibus dispositi. Folia floralia pilis sat longis scabridis rectis appressis dense tecta; inferiora 7.5 mm longa et 2 mm lata, plana linearia obtusa, perianthio longiora; superiora 2.2 mm longa et 1.7 mm lata, plana elliptica, perianthio subaequilonga. Perianthium urceolatum quinquefidum, ca 2.5 mm longum, pilis sat longis scabridis rectis appressis dense obsitum, fructificatione induratum exappendiculatum. Stigmata anguste conica, stylo aequilonga. Semina horizontalia.

Typus: Südwestafrika. Buntfeldschuh auf einer Düne, II IX 1922, № 3856, fl. et fr. K. Dinter (PRE).

Paratypus: Südwestafrika. Rheinpfalz, 21 V 1929, № 6370, fl. K. Dinter (PRE).

A *Ch. tomentosa* (Lowe) Maire et *Ch. arabica* Boiss. floribus majoribus, stigmatibus anguste conicis stylo aequilongis bene differt.

Distributio: Africa Austro-Occidentalis.

II. *KOCHIA* ROTH

1. *Kochia salsoloides* Fenzl, 1839, Nov. Stirp. Dec. Vind.: 74. — *K. pubescens* Moq. 1840, Chenop. Monogr. Enum.: 92. — *K. pubescens* Moq. β. *cinerascens* Moq. 1849, in DC. Prodr. 13,2 : 131.

Изотип: Südafrika. Jakhalsfontein, Niederung und felsige Uferstellen am Fluss Gamka, 2500 Fuss, Juni, fr. I. F. Drège (LE).

Распространение: Южная Африка.

Видел изотипы перечисленных здесь таксономических единиц. Все это один вид, приоритетным названием которого является *K. salsoloides*.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 29 III 1973).

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.526.42 (471.314)

Э. А. Юрова

ИЗУЧЕНИЕ СИНУЗИЙ ТРАВЯНОГО ПОКРОВА ЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ ВЛАДИМИРСКОГО ОПОЛЬЯ

E. A. YUROVA. STUDY OF GRASS COVER SYNUSIAE IN DECIDUOUS FORESTS OF VLADIMIR REGION

Синузия рассматривается автором как структурная единица растительного сообщества, как элемент горизонтального расчленения яруса. Проведено сравнение синузий травяного яруса лиственного леса по константности составляющих видов, выявлены наиболее характерные синузии для лиственных лесов Владимирского ополья.

Изучение структуры растительного сообщества включает изучение ярусов, синузий и микрогруппировок как основных, общепринятых структурных единиц.

Каждая структурная единица в той или иной степени обособлена флористически, экологически, фитоценотически и пространственно, при этом каждая единица должна иметь индивидуальные, присущие лишь ей характеристики. Однако в ряде случаев понимание той или иной структурной единицы бывает довольно расплывчато и недостаточно четко отделяет ее от других единиц, что в особенности относится к определению синузии.

Ряд авторов подчеркивает гомогенность синузий по экологии, флористическому составу и, в особенности, по морфологии, т. е. по жизненным формам (Gams, 1918; Сукачев, 1928; 1935, 1950, 1954; Алехин, 1935; Липпмаа 1946; Шенников, 1964), однако при этом различие между ярусом и синузией, а также между синузией и микрогруппировкой зачастую прослеживается недостаточно четко.

Если ярусы представляют собой элементы вертикального расчленения растительного покрова, а микрогруппировки по определению П. Д. Ярошенко (1961 : 101), — это элементы горизонтального расчленения сообщества, включая все ярусы, то синузию мы понимаем как элемент горизонтального расчленения яруса, как часть яруса.

Принадлежность к тому или иному ярусу определяется высотой растения, его жизненной формой (в морфологическом смысле), т. е. ярусность обусловлена разнообразием жизненных форм. Наличие же синузий обусловлено неравномерным распределением некоторых видов — образователей (доминантов) синузий. Каждая синузия складывается в результате воздействия одного вида доминанта, реже — скоплением двух и более диффузно перемешанных видов близких жизненных форм. В синузию включаются все виды одного яруса, охваченные пятном доминирующего вида.

Таким образом, синузия ограничена и в вертикальном и в горизонтальном направлениях; в вертикальном — высотой доминанта, его принадлежностью к той или иной жизненной форме, ярусу; в горизонтальном — границами скопления особей доминанта.

Ярус сообщества может быть представлен прерывистыми пятнами одинаковых синузий (с одним и тем же доминантом), например, в дубраве волосистоосоковой древесный ярус представлен синузией дуба, травяной ярус — синузией осоки волосистой; но чаще ярус слагается несколькими чередующимися друг с другом разными синузиями, что в лиственных лесах в особенности характерно для травяно-кустарничкового яруса.

Одна и та же синузия может занимать пространство в нескольких ярусах лишь в случае так называемого внеярусного (Ярошенко, 1961; Шенников, 1964) или межъярусного (Быков, 1957) расположения вида (лианы, эпифиты). Синузию той или иной лианы, видимо, следует учитывать во всех ярусах, в которых она вегетирует. Эпифитные синузии (эндостратосинузии, по Бязрову, 1970) можно рассматривать как принадлежащие к «ярусам», плоскость которых горизонтальна по отношению к поверхности ствола дерева (или другого субстрата).

Естественно, что каждая синузия обособлена и по аспекту, по ритмам развития, так как она представлена в значительной степени скоплением особей одного вида (реже двух-трех).

Ближе всего наше понимание синузии соответствует синузиям Липпмаа, а также «микроценозам» Б. А. Быкова (1957 : 35). К синузиям мы можем отнести грегации и агрегации В. В. Петровского (1960, 1961), а его миксгрегация и конгрегация более соответствуют микрогруппировкам Ярошенко.

С микрогруппировкой синузия может совпадать лишь в случае одноярусного сообщества, хотя границы микрогруппировки часто определяются границей той или иной синузии: например, синузия костяники определит границу осиново-костяничной микрогруппировки. Подобным образом синузия может определять границу парцеллы, которая, по формулировке Н. В. Дылиса (1968 : 41), является далее неделимой структурной единицей биогеоценоза. Вообще парцелла и микрогруппировка представляют собой более сложные структурные элементы, нежели синузии и ярусы, так как включает целый ряд разнообразных компонентов в их тесной взаимосвязи, взаимозависимости.

Среди эндогенных внутренних факторов лесного фитоценоза синузии верхнего древесного яруса оказывают наибольшее влияние на жизнь фитоценоза, на синузии нижних ярусов; как правило, древесный ярус выступает как эдификатор сообщества. Однако доминанты синузий нижних ярусов создают свою особую микросреду, специфически преломляя прочие влияния. А. П. Шенников отмечает, что синузию можно выделить лишь тогда, когда очевидно сильное эдификаторное влияние доминанта (образователя синузии), обязательна значительная сомкнутость его надземных частей (1964 : 143). Значительным фитоценотическим действием образователя синузии, его широкой экологической амплитудой, а также сходством экологического влияния синузий одного яруса объясняет Н. А. Миняев (1963 : 39) некоторую самостоятельность синузий, их перемещение в пределах различных ассоциаций и даже формаций. Перемещение в большей или меньшей степени характерно и для целых ярусов и для других структурных элементов: микрогруппировок и парцелл. В. Н. Сукачев (1921), Быков (1960), Ярошенко (1961), Дылис (1968) описывают одинаковые структурные элементы в разных ассоциациях.

Отсюда очевидна возможность и необходимость самостоятельной классификации структурных единиц сообщества и, в частности, синузий, параллельно с классификацией фитоценозов.

Правда, Сукачев считает, что нельзя классификацию растительных сообществ подменять классификацией синузий (1950 : 454), основным объектом геоботаники остается фитоценоз. Однако в том случае, когда синузиальность хорошо выражена и фитоценоз представляет собой комплексы отчетливо отграниченных синузий, что мы имеем, например, в лесном типе растительности, классификация синузий является совершенно необходимой формой исследования. Для лугов, видимо, более эффективно изучение структуры на уровне микроассоциаций, так как ярусы и синузия здесь менее четко выражены. Классификация синузий облегчает классификацию растительных сообществ. Ряд исследователей уже применяет при классификации лесов синузии травяно-кустарничкового яруса (Ишбулатова, 1967; Миркин 1968).

В качестве типа синузии Липпмаа (1946), Дю Рие и Гамсом принята таксономическая единица унион. По Липпмаа, в унион объединяются первичные типы синузии, варианты униона (societet). Вариант представлен синузиями, образованными одним и тем же видом-доминантом; в унион объединяются варианты с разными видами-доминантами, близкими по экологии (см. Калинина, 1938; Лаасимер, 1961; Трасс, 1961). Однако Липпмаа, как правило, термин «синузия» употребляет и как типологический и для обозначения конкретного участка. Такое понимание синузии — как конкретного пятна и как категории, обозначающей совокупность группировок — предлагает Л. Г. Бязров (1970).

В связи со всем сказанным, представляется важным изучение конкретных синузий в сообществах разного типа. Настоящая работа и ставит задачей рассмотрение синузий травяного яруса лиственного леса. В дальнейшем изложении термином «синузия» мы обозначаем и конкретное пятно, и тип сходных пятен.

При изучении лиственных лесов, расположенных на территории Владимирского ополья (преимущественно осинники, а также дубравы и липняки), нами были отмечены синузии травяного яруса с отчетливо выраженными границами доминирования одного из следующих видов: осока *Carex pilosa*, ясменник *Asperula odorata*, звездчатка *Stellaria holostea*, сныть *Aegopodium podagraria*, хвощи *Equisetum sylvaticum* и *E. pratense*, костяника *Rubus saxatilis*, зеленчук *Galeobdolon luteum*, борец *Aconitum excelsum* Reichb., колокольчик *Campanula latifolia*, пролесник *Mercurialis perennis*.

Менее отчетливо доминирование в синузиях ландыша *Convallaria majalis*, вейника *Calamagrostis arundinacea* и сочевичника *Orobus vernus*. Можно также выделить тип синузий с преобладанием трех видов: копытня *Asarum europaeum*, лютика *Ranunculus cassubicus* и фиалки *Viola mirabilis*.

Многие из указанных видов могут образовывать густые одновидовые клоновые латки, грегации (Петровский, 1960), как например ландыш, копытень. Однако на территории Ополья они их не образуют, возможно, вследствие сильной нарушенности лесов.

При сборе материала пробные площадки 100 м^2 закладывались в границах синузий травяного яруса, иногда, при небольших размерах синузий — меньших размеров, но не менее 4 м^2. Древесный и кустарниковый ярусы описывались без учета их синузиального строения на площадках не менее 100 м^2, чаще 300 м^2, на территории, включающей описываемую синузию травяного покрова. Для деревьев и кустарников подрост учитывался наряду со взрослыми особями.

С целью выяснения степени фитоценотической близости синузий травяного яруса между собой, а также их связи с древесным и кустарниковым ярусами, мы провели сравнение шести наиболее хорошо выраженных синузий друг с другом: 1 — волосистоосоковой; 2 — снытевой; 3 — зеленчуковой; 4 — ясменниковой; 5 — звездчатковой; 6 — костяничной (табл. 1 и 2).

Сравнение синузий проводилось путем сопоставления константности составляющих видов. Константность вычислялась по 20 или 15 описаниям каждой синузии, сделанным в разных пунктах; необходимость этого условия подчеркивал А. А. Уранов (1925 : 7). Сравнивались классы константности не только видов, составляющих каждую синузию травяного яруса, но и всех видов древесного и кустарникового ярусов, под пологом которых находится синузия.

Среди видов, составляющих синузию, не принималась во внимание константность луговых и опушечных ксеромезофитов и мезофитов, так как они встречаются редко и при этом имеют очень большое видовое

ТАБЛИЦА 1

Классы константности видов древесного и кустарникового ярусов и травянистых синузий, располагающихся под их пологом

Вид	Волосистоосоковая синузия			Снытевая	Зеленчуковая	Ясменниковая	Звездчатковая	Костяничная
	без березы	с березой	все описания					
Древесный ярус								
Acer platanoides L.	V	V	V	—	X	IX	—	—
Alnus incana (L.) Moench	II	I	II	—	II	II	—	I
Betula pendula Roth	—	X	V	III	VIII	V	III	IX
Malus silvestris Mill.	I	II	II	II	III	II	III	—
Padus racemosa (Lam.) Gilib.	VI	III	V	VII	V	V	IV	IV
Populus tremula L.	VII	IX	VIII	IX	IX	VIII	VII	X
Quercus robur L.	X	IX	X	V	X	IX	V	III
Sorbus aucuparia L.	VI	VII	VII	IX	VII	X	VII	IX
Salix carpea L.	II	IV	III	—	II	II	II	III
Tilia cordata Mill.	IV	IX	VII	I	VII	V	II	II
Fraxinus excelsior L.	—	I	I	—	II	II	—	—
Кустарниковый ярус								
Corylus avellana L.	X	X	X	X	X	X	X	X
Daphne mezereum L.	II	I	X	IV	—	IX	III	II
Euonymus verrucosa Scop.	IV	VIII	VI	IX	V	V	IX	III
Frangula alnus Mill.	V	V	V	VI	III	V	IV	IX
Juniperus communis L.	I	III	II	—	II	II	—	III
Lonicera xylosteum L.	VI	VIII	VII	IX	VIII	VIII	VIII	IV
Ribes nigrum L.	I	—	I	I	—	—	—	—
Rosa cinnamomea L.	II	IV	III	VI	III	II	IV	VI
Rubus odoratus L.	—	I	I	IV	—	II	—	I
R. caesius L.	—	I	I	—	—	—	—	—
Salix aurita L.	—	—	—	I	—	—	II	II
Viburnum opulus L	VII	VI	VII	VIII	VIII	IX	IX	VIII
I Травы, входящие в состав синузий								
Asarum europaeum L.	IX	X	X	VI	IX	IX	VIII	IV
Asperula odorata L.	II	I	I	—	VII	X	—	—
Aegopodium podagraria L	VII	VII	VII	X	IV	V	VII	IV
Angelica sylvestris L.	V	III	IV	V	—	—	III	V
Actaea spicata L.	I	III	II	V	III	IV	III	II
Anthriscus silvestris L.	IV	IV	IV	VIII	II	—	IV	IV
Aconitum excelsum Reichb.	V	III	III	VI	—	II	IV	—
Anemone ranunculoides L.	II	I	I	—	—	—	V	—
Alchemilla semilunaris Alech.	IV	IV	IV	III	IV	II	II	I
Ajuga reptans L.	II	V	IV	II	VII	V	III	I
Bromus benekenii (Lange) Trimen	V	II	V	V	VII	VIII	III	II
Brachypodium pinnatum L.	I	I	I	—	—	—	—	—
Campanula latifolia L.	V	II	IV	V	III	IV	III	I
C. persicifolia L.	II	IV	III	IV	II	—	IV	IV
C. trachelium L.	V	VI	VI	V	V	V	IV	II
Carex pilosa Scop.	X	X	X	II	IX	VII	II	I
C. pallescens L.	—	I	—	II	III	III	II	IV
C. silvatica Huds.	—	I	I	—	—	—	II	I
Chaerophyllum aromaticum L.	III	I	II	—	—	—	—	—
Calamagrostis arundinacea L.	—	II	I	—	—	—	IV	III
Convallaria majalis L.	VII	VIII	VIII	IX	VIII	IX	VII	IV
Crepis sibirica L.	I	—	I	VI	—	II	—	—
Epipactis latifolia (L.) All.	I	—	I	I	—	II	—	—
Ficaria verna Huds.	—	I	I	I	—	—	II	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	Волосистоосоковая синузия			Снытевая	Зеленчуковая	Ясменниковая	Звездчатковая	Костяничная
	без березы	с березой	все описания					
Fragaria vesca L.	IV	VII	VI	IV	IX	VIII	IV	IX
Festuca gigantea (L.) Vill.	—	I	I	I	—	II	—	X
Galeobdolon luteum Huds.	V	IV	IV	—	X	VII	—	—
Geum urbanum L.	V	V	V	VI	X	VIII	III	IV
G. rivale L.	—	—	—	II	—	—	II	I
G. intermedium Ehrh.	—	—	—	—	—	—	III	—
Geranium sylvaticum L.	VIII	VII	VIII	VII	V	III	VII	II
Glechoma hederacea L.	III	IV	IV	I	III	III	—	I
Lathyrus sylvester L.	—	—	—	—	—	—	II	I
Lapsana communis L.	I	—	I	—	—	II	—	—
Lathraea squamaria L.	I	I	I	—	—	—	III	—
Melampyrum nemorosum L.	VI	II	IV	—	—	—	II	I
Mercurialis perennis L.	IV	II	III	I	VII	—	II	—
Milium effusum L.	III	I	II	IV	II	—	III	—
Melica nutans L.	VI	VI	VI	V	V	—	V	II
Neottia nidus-avis (L.) Rich.	—	—	—	—	—	—	—	—
Orchis maculata L.	I	II	II	—	II	—	—	—
Orobus vernus L.	VIII	VIII	VIII	VI	X	X	IX	V
Pulmonaria obscura Dum.	IX	VIII	IX	VI	VII	VII	VII	I
Polygonatum officinale All.	III	IV	IV	V	III	IV	III	II
Paris quadrifolia L.	IV	IV	IV	V	VII	VIII	IV	I
Platanthera bifolia (L.) Rich.	—	I	I	—	—	—	II	I
Poa nemoralis L..	III	II	III	I	II	—	V	II
Primula veris L.	I	—	I	—	II	II	II	—
Ranunculus cassubicus L.	X	VII	IX	VIII	IX	IX	IX	III
Roegneria canina (L.) Nevski	I	I	I	—	II	III	—	—
Scrophularia nodosa L.	IV	III	IV	—	IV	III	III	I
Stachys sylvatica L.	III	II	III	—	—	—	—	I
Stellaria nemorum L.	—	I	I	—	II	II	—	—
S. holostea L.	IX	VIII	IX	VII	VIII	IX	X	II
Trollius europaeus L.	III	—	II	I	—	—	—	I
Vicia sepium L.	IV	V	V	I	VIII	VIII	II	II
V. sylvatica L.	VII	IV	VI	IV	VIII	V	VIII	II
Viola mirabilis L.	VII	V	VI	V	IX	IX	IV	II
Veronica chamaedrys L.	VII	VIII	VIII	VIII	IV	III	V	VIII
Lusula pilosa Willd.	—	II	I	—	—	—	—	—
Majanthemum bifolium (L.) Fr. Schmidt	VII	V	VI	IV	VII	V	III	III
Oxalis acetosella L.	I	I	I	—	—	—	—	—
Pyrola rotundifolia L.	IV	IV	IV	—	VII	IV	—	II
Rubus saxatilis L.	IX	VII	VIII	V	VII	VI	V	X
Trientalis europaea L.	—	I	I	—	—	—	—	—
Veronica officinalis L.	—	—	II	—	VII	IV	—	—
Crepis paludosa Moench	I	—	I	II	—	—	II	—
Cirsium oleraceum (L.) Scop.	—	I	I	—	—	—	—	—
Deschampsia caespitosa L.	II	II	II	I	IV	III	II	II
Filipendula ulmaria L.	II	I	II	V	IV	III	—	I
Lysimachia nummularia L.	—	I	I	I	II	II	—	—
Ranunculus repens L.	—	III	II	I	IV	II	II	—
Valeriana exaltata Mikan	—	I	I	—	—	—	—	I
Athyrium filix-femina Roth	II	II	II	II	III	II	—	—
Dryopteris filix-mas Schott	III	III	III	—	VIII	VII	—	I
D. cristata (L.) A. Gray	—	I	—	V	—	—	—	II
Equisetum sylvaticum L.	II	I	I	IV	V	VIII	—	I
E. pratense Ehrh.	IV	IV	I	IV	IV	III	II	V
E. hiemale L.	II	I	IV	—	II	III	—	—
II								
Луговые и опушечные ксеромезофиты и мезофиты								
Ajuga genevensis L.	—	—	—	—	—	II	—	—
Agrostis tenuis Sibth.	—	I	I	—	—	—	—	I
Achillea millefolium L.	—	I	I	—	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	Волосистоосоковая синузия			Снытевая	Зеленчуковая	Ясменниковая	Звездчатковая	Костяничная
	без березы	с березой	все описания					
Agrimonia eupatoria L.	II	I	II	—	III	III	—	IV
Betonica officinalis L.	I	III	II	II	II	II	IV	IV
Campanula patula L.	I	I	—	—	—	—	—	II
Clinopodium vulgare L.	I	I	I	—	—	—	—	—
Centaurea jacea L.	—	—	—	—	—	—	—	II
Dianthus fischeri Spreng.	—	—	—	—	—	—	—	I
Dactylis glomerata L.	I	II	II	II	III	III	—	III
Epilobium montanum L.	—	III	II	I	II	I	—	I
Galium mollugo L.	—	I	I	I	—	—	—	IV
G. boreale L.	I	III	II	II	II	—	II	II
Gentiana cruciata L.	—	—	—	—	—	—	—	I
Heracleum sibiricum L.	—	I	I	—	—	II	—	I
Hypericum perforatum L.	II	VI	IV	III	IV	III	—	—
Hieracium umbellatum L.	II	I	I	—	—	—	—	VII
Inula salicina L.	—	—	—	III	—	—	—	I
Knautia arvensis (L.) Coult.	—	I	I	—	—	—	—	I
Leucanthemum vulgare Lam.	—	I	I	—	—	—	—	—
Lysimachia vulgaris L.	I	I	I	I	II	II	III	V
Lamium purpureum L.	—	V	IV	—	IV	IV	—	III
Melampyrum cristatum L.	—	—	I	—	—	—	—	I
Potentilla erecta (L.) Hampe	—	—	IV	—	VII	IV	—	II
Pimpinella saxifraga L.	—	—	—	—	—	—	—	I
Prunella vulgaris L.	II	I	I	—	—	—	—	II
Polygonum bistorta L.	—	II	I	—	II	II	II	I
Ranunculus auricomus L.	I	I	I	I	I	I	I	I
R. acris L.	—	—	—	—	—	—	II	III
Solidago virgaurea L.	II	II	II	II	—	II	—	III
Taraxacum officinale Web.	—	I	I	—	—	—	—	II
Trifolium medium L.	—	II	I	—	—	—	—	IV
Urtica dioica L.	II	—	I	I	III	III	—	I
Veronica longifolia L.	—	—	I	—	II	—	—	—
Viola canina L.	—	—	—	—	—	—		II

ТАБЛИЦА 2

Сходство классов константности видов древесного и кустарникового ярусов и травяных синузий, располагающихся под их пологом (в %)

Ярус	1. Волосистоосоковая						2. Снытевая				3. Зеленчуковая			4. Ясменниковая		5. Звездчатковая
	1′—1″	1—2	1—3	1—4	1—5	1—6	2—3	2—4	2—5	2—6	3—4	3—5	3—6	4—5	4—6	5—6
	без березы с березой	снытевая	зеленчуковая	ясменниковая	звездчатковая	костяничная	зеленчуковая	ясменниковая	звездчатковая	костяничная	ясменниковая	звездчатковая	костяничная	звездчатковая	костяничная	костяничная
Древесный	54	27	72	81	54	36	18	27	50	44	72	36	36	36	36	44
Кустарниковый	63	50	81	100	58	53	45	50	70	33	62	55	23	40	23	41
Синузии травяного яруса	65	53	56	50	53	46	26	34	51	46	54	24	25	25	24	40
Все виды	60	50	60	61	54	48	28	35	50	45	58	29	27	27	20	42

разнообразие (табл. 1). Большое количество, 30 видов из этой группы характерно лишь для костяничной синузии (как правило, с малой константностью, I, II классы). Было также проведено сравнение внутри одной синузии, для чего в волосистоосоковой синузии были взяты 10 описаний без участия березы в древесном ярусе и 10 описаний с участием березы (от присутствия в подросте с обилием sol. до доли участия 6*Б* в древостое) и сопоставлены друг с другом по константности видов.

Процент сходства константностей видов вычислялся по сводной табл. 1 следующим образом. За единицу сходства принимались случаи, когда данный вид имел в двух сравниваемых синузиях одиникавые или смежные классы константности, например V и V или IV и V; V и VI; X и IX; II и I и т. д. За единицу сходства принимались также случаи, когда в одной из синузий вид имел I класс константности, а во второй отсутствовал вовсе; таким образом, учитывалось и отсутствие вида. Если же вид присутствовал, например в одной из синузий с II классом константности, а в другой с IV и выше, то этот случай уже не принимался за единицу сходства. Затем мы находили процент единиц сходства от общего для двух сравниваемых синузий числа видов деревьев, кустарников и трав и числа всех видов вместе.

Как пример, приведем сравнение волосистоосоковой и снытевой синузий. По табл. 1 подсчитываем, что в древесном ярусе, под пологом которого описаны эти синузии, отмечено 11 видов. За сходство можн принять лишь три случая: *Malus* — II и II классы, *Populus* — VIII и IX и *Fraxinus* — I и отсутствие. Три от 11 составляет 27% (см. табл. 2). В кустарниковом ярусе отмечено 12 видов, случаев сходства 6, т. е. 50%.

В составе самих синузий, снытевой и осоковой, учтено 75 видов (не считая луговых видов). Случаев сходства 41, что составляет 51%. Всех видов — деревьев, кустарников и трав (кроме луговых) учтено 98, сходна константность 50 видов, что составляет 51%. Подобным образом сравнивались и другие синузии.

Виды синузий травяного яруса наибольшее сходство обнаруживают в паре 1′ и 1′, т. е. внутри одной и той же, волосистоосоковой синузии — сходство равно 65% (табл. 2). Сходство в древостое здесь меньше на 11%, оно равно 54%. Как уже было сказано, во второй сококупности описаний (1″) в древесном ярусе присутствовала береза *Betula pendula*. Высокие классы константности в обеих группах описаний имеют копытень *Asarum europaeum* (IX и X), сныть *Aegopodim podagraria* (VII), ландыш *Convallaria majalis* (VII, VIII), герань *Geranium sylvaticum* (VII и VIII), сочевичник *Orobus vernus* (VIII), медуница *Pulmonaria obscura* (IX и VIII), фиалка *Viola mirabilis* (VII и VIII) и др. Однако в этой паре синузий имеются и различия. Например, *Aconitum excelsum* не был встречен ни в одном из 10 описаний в синузиях с березой, в то время как во втором десятке описаний в синузиях без березы он имеет константность V класса, т. е. 50%; костер *Bromus benekenii* соседствует с березой только в двух описаниях, а в описаниях без березы имеет V класс константности. Колокольчик *Campanula latifolia* без березы имеет V класс константности, а с березой — II. Зверобой *Hypericum perforatum* и марьянник *Melampyrum nemorosum* явно предпочитают соседство с березой (II и III классы против VI класса). В присутствии березы во флористическом составе осоковой синузии больше луговых видов (23 против 12).

56% сходных по контантности видов имеют синузии волосистоосоковая и зеленчуковая, зеленчуковая и ясменниковая — 54% видов. Древесный и кустарниковый ярусы участков леса, под пологом которых находим эти синузии, имеют гораздо больший процент сходных по константности видов: деревья — 81, 72 и 72%, кустарники — 100, 81 и 62%. Пространственно эти синузии часто соседствуют и вклиниваются друг в друга, так что можно найти переходные участки с доминированием двух диффузно перемешанных видов: осоки волосистой и зеленчука, зеленчука и ясменника.

Относительно сходны синузии волосистоосоковая и звездчатковая (53%), звездчатковая и снытевая (51%), причем это сходство в одинаковой степени проявляется также и в древесном ярусе (50 и 54%). Доминирующие виды также часто встречаются совместно — сныть имеет VII класс константности в волосистоосоковой и звездчатковой синузиях (правда, она присутствует здесь с небольшим обилием), звездчатка в волосистоосоковой синузии имеет IX класс константности, в снытевой — VII; осока волосистая в синузиях, образованных другими видами, встречается редко (I и II класс), что объясняется большой «верностью» своей группировке, «колониальностью» осоки, вероятно, пониженной способностью к семенному размножению.

Волосистоосоковая и снытевая синузии относительно сходны по константности травянистых видов (53%), в то время как древесный ярус участков леса, в которых они присутствуют, сильно отличается (всего 27% сходства).

В составе самих травянистых синузий черты сходства обнаруживаются в следующем: сходные классы константности (IV—V) имеют костер *Bromus benekenii*, колокольчики *Campanula persicifolia* и *C. trachelium*, земляника *Fragaria vesca*, гравилат *Geum urbanum* и др. Более существенны следующие отличия: скерда *Crepis sibirica* в волосистоосоковой синузии имеет I класс константности, а в снытевой VI, зеленчук в первой синузии имеет IV класс, во второй отсутствует вовсе, будра *Glechoma hederacea* в первой присутствует с IV классом константности, во второй — с I, хвощ *Equisetum sylvaticum* имеет в первой синузии I класс константности, во второй — IV, и др.

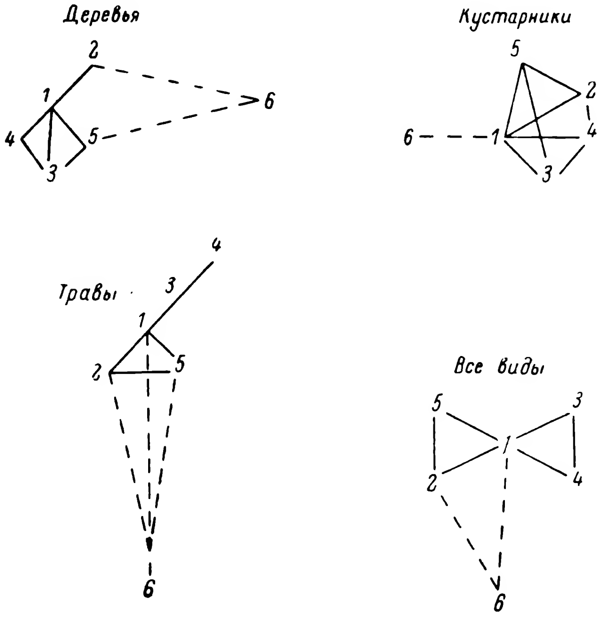
Более значительно снытевая синузия отличается от ясменниковой и зеленчуковой — 26% и 34% сходства, причем в древостое отличие такое же сильное, как и между снытевой и осоковой синузиями (18—27% сходства). В составе травянистых видов отличие здесь выражается в следующем: осока *Carex pilosa* во второй (снытевой) синузии имеет II класс константности, а в третьей и четвертой (зеленчуковой и ясменниковой) — IX и VI классы, пролесник *Mercurialis perennis* с большим постоянством (VII класс) отмечен лишь в зеленчуковой синузии, норичник *Scrophularia nodosa* в снытевой синузии отсутствует, в зеленчуковой и ясменниковой имеет IV и VIII классы константности, вероника *Veronica officinalis* в снытевой синузии отсутствует, а в зеленчуковой и ясменниковой имеет VII и IV классы константности, папоротники *Athyrium filix-femina* и *Dryopteris filix-mas* имеют высокую константность в зеленчуковой и ясменниковой синузиях, а в снытевой встречен лишь *A. filix-femina* (II класс); грушанки *Pyrola rotundifolia* в снытевой синузии нет, а в зеленчуковой и ясменниковой она имеет VII и IV классы константности.

Костяничная синузия не имеет значительного сходства ни с одной из сравниваемых синузий (всегда менее 50%). Она сильно отличается от ясменниковой и зеленчуковой (24—25% сходства). Древесный ярус этих синузий также имеет очень небольшое сходство (27—36%). Береза здесь имеет IX класс константности, осина *Populus tremula* — X, дуб *Quercus robur* — лишь III; в подлеске наибольшее участие имеет крушина *Frangula alnus* (IX класс), присутствует можжевельник *Juniperus communis* (III класс). В составе травянистых видов этой синузии также имеются свои особенности. Ни в одном из учитываемых 10 описаний не встречено аконита, редко встречаются колокольчики *Campanula latifolia* (I класс) и *C. trachelium* (II класс), осока *Carex pilosa* (I класс), нет скерды *Crepis sibirica*, дремлика *Epipactis atrorubens*, зеленчука, гравилата, бора *Milium effusum*, зато значительно чаще, чем в большинстве других синузий, встречаются колокольчик *Campanula persicifolia*, осока *Carex pallescens* (IV класс), *Veronica chamaedrys* (VIII класс); как уже было отмечено, здесь присутствует много луговых растений (23 вида).

Кустарниковый ярус почти во всех случаях имеет наибольший процент сходства (между различными синузиями) по сравнению с другими ярусами. Между волосистоосоковой и ясменниковой синузиями 100%

сходства, между волосистоосоковой и зеленчуковой — 81%. Значительно отличается константность кустарников и зеленчуковой и ясменниковой синузий от константности кустарников в пределах костяничной синузии (всего 23% сходства). Судя по константности, орешник *Corylus avellana* не так часто соседствует с костяничной синузией, как с другими синузиями (IV класс против X); реже с нею встречается и жимолость *Lonicera xylosteum.*

Древесный ярус в пределах некоторых синузий обнаруживает большое сходство, в других же случаях сильно различается по константности видов в сравниваемых синузиях. Наибольшее сходство характерно для следующих пар синузий: волосистоосоковой и ясменниковой (81%), волосистоосоковой и зеленчуковой (72%), зеленчуковой и ясменниковой (72%), т. е. эти три травяные синузии в значительной степени приурочены к сходным древостоям. Действительно, здесь значительную константность имеют дуб *Quercus robur* (VII, IX классы); клен *Acer platanoides* (V, X, IX); черемуха *Padus racemosa* (VIII, IX); липа *Tilia cordata* Mill. (I, II классы), которые в древостоях над другими синузиями имеют низкую константность или отсутствуют.



Дендриты сходства константностей видов древесного и кустарникового ярусов и травянистых синузий, располагающихся под их пологом (в %)

Цифрами обозначены синузии: 1 — волосистоосоковая, 2 — снытевая, 3 — зеленчуковая, 4 — ясменниковая, 5 — звездчатковая, 6 — костяничная. *Сплошной линией* обозначено наличие сходства выше 50%; при отсутствии такого сходства *пунктиром* обозначено наиболее высокое сходство (30—49%).

Сильно отличается константность видов древесного яруса, расположенного над синузией снытевой, от древостоев над волосистоосоковой, ясменниковой и зеленчуковой синузиями.

На основании процента сходства константностей видов составлены — дендриты (см. рисунок).

Синузии травяного яруса связаны следующим образом: снытевая—осоковая—зеленчуковая—ясменниковая. Звездчатковая связана с осоковой и снытевой (за связь принимался процент сходства выше 50, на рисунке — сплошные линии). Костяничная ближе подходит к снытевой и звездчатковой, однако сходство меньше 40% (на рисунке — пунктирные линии).

Дендрит древесного яруса показывает тесную связь древостоев над осоковой, зеленчуковой, ясменниковой и звездчатковой синузиями. Снытевая близко подходит к волосистоосоковой. Древесный ярус костяничной синузии не имеет связи с древостоями других синузий.

Дендрит по кустарниковому ярусу представляет скопление тесно связанных всех синузий, кроме костяничной, кустарники над которой обнаруживают связь лишь с видами кустарников над волосистоосоковой синузией (53%).

Если экология и биология цветения злаков средних широт изучена достаточно широко, то в отношении арктических видов этого сказать нельзя. Экология цветения и опыления некоторых видов арктических злаков изучалась В. Ф. Шамуриным (1958, 1966) в районе бухты Тикси. Им отмечена бо́льшая продолжительность жизни цветка местных растений тех же видов, чем у злаков средних широт, цветки которых открываются лишь на считанные минуты. Массовое цветение арктических злаков, по наблюдениям Шамурина, в основном определяется суточным ходом температуры воздуха, хотя для некоторых видов (*Alopecurus alpinus*) отмечено цветение в утренние часы.

В связи с недостатком сведений о цветении и опылении злаков в специфических условиях Арктики нами были проведены в 1971—1972 гг. соответствующие исследования на о. Врангеля (71° с. ш.) в районе бухты Сомнительной. В последний год в работе принимал участие студент Пермского университета А. Н. Якимов.

В наших наблюдениях мы руководствовались методикой, предложенной А. Н. Пономаревым (1970). Для изучения суточного ритма цветения и опыления выбирались растения с готовыми к распусканию цветками и затем, через определенные промежутки времени, подсчитывалось количество раскрывшихся цветков или выдвинувшихся пыльников. Параллельно измерялись температура и влажность воздуха с помощью психрометра Асмана (большая модель), а объективным люксметром определялась освещенность. Отмечалось также наличие облачности и осадков и скорость ветра. Точечным микроэлектротермометром периодически измерялась температура цветка и соцветия. Для определения длительности жизни отдельного цветка выбирались и этикетировались готовые к распусканию цветки, фиксировалось время начала раскрывания, пыления и конец цветения.

Согласно «Арктической флоре» (1964), на территории тундровой зоны СССР злаки представлены 162 видами, из которых на о. Врангеля встречается 49 видов (Петровский, 1973).

Объектами наших наблюдений послужили 13 видов злаков — представители как богатых арктическими видами родов *Poa*, *Puccinellia*, *Festuca*, *Deschampsia*, так и представители родов, бедных такими видами, но являющиеся типичными компонентами флоры острова — *Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Griseb., *Alopecurus alpinus* Sm., *Trisetum spicatum* (L.) Richt., *Leymus interior* (Hult.) Tzvel. и *Dupontia fisheri* R. Br.

Злаки принимают значительное участие в сложении растительного покрова острова, наиболее обильно они представлены в широко распространенных на острове травянистых тундрах. В связи с тяготением арктических злаков к местам с антропогенным влиянием, их обилие увеличивается в окрестностях поселков. Здесь встречаются участки тундры, на которых обильно разрастается какой-либо злак, например *Alopecurus alpinus*, *Puccinellia angustata* (R. Br.) Rand. et Redf. и др.

Погодные условия о. Врангеля очень суровы. Для летних месяцев характерны чрезвычайно низкие температуры воздуха: средняя температура июня составляет 0.5°, в июле она поднимается до 2.5°, а в августе уже вновь падает до 1.8°. Постоянные ветры, частые туманы и облачность усугубляют суровость здешних условий.

Климатические условия первого года наблюдений были мало благоприятны для цветения растений. Вследствие постоянно низкой температуры цветение проходило очень вяло. Полученные результаты могут дать представление о влиянии неблагоприятных погодных условий на ход цветения растений. В этом отношении сезон 1972 г. был значительно более благоприятным. В отдельные дни конца июня—начала июля воздух на уровне соцветий прогревался до 23°, что в условиях острова случается очень редко. Во время цветения большинства злаков температура колебалась в среднем от 4.0° ночью и до 10.0° в дневные часы. С начала августа вследствие облачности и частых туманов освещенность редко превышала 30 тысяч лк. Так как площадки, где проводились наблюдения, находились с южной стороны цепи гор Сомнительных, в ночное время тени от гор существенно снижали прямой солнечный нагрев и усиливали различие дневных и ночных температур.

Из злаков, над которыми проводились подробные наблюдения, первой начала цвести *Hierochloë alpina* (Liljebl.) Roem. et Schult., а завершили цветение *Arctagrostis latifolia* и *Leymus interior* (табл. 1). Длительность цветения в сезоне у разных видов злаков колебалась от 7 до 20 дней. Как видно из данных таблицы, нами проводились многосуточные наблюдения над ритмом цветения злаков. В общей сложности получено 79 суточных кривых цветения.

Суточный ритм цветения и опыления злаков

Для целого ряда видов не было обнаружено определенной суточной ритмики цветения. Интенсивность цветения таких видов определялась суточным ходом экологических факторов, а массовое раскрывание цветков чаще всего происходило в наиболее теплые околополуденные часы (при достаточно высокой температуре воздуха цветение этих видов наблюдалось и в ночные часы). Рассмотрим суточный ритм цветения *Deschampsia borealis* (Trautv.) Roshev. (рис. 1) характерный для таких злаков.

Раскрывание слабопротерандричных цветков *D. borealis* при благоприятных погодных условиях длится от 3 до 5 час., и цветки могут оставаться открытыми в течение нескольких суток. При невысокой температуре и высокой влажности воздуха рыльца сохраняют способность воспринимать пыльцу в течение 4—5 суток, а выдвинувшиеся пыльники не вскрываются до 2 и более суток. У данного вида возможна экологическая клейстогамия, а именно термоклейстогамия. Так, при температуре воздуха в течение суток 3.0—4.0° наблюдалось вскрывание пыльников в полуоткрытых цветках. Температура поверхности колосков вследствие нагрева прямыми солнечными лучами в это время иногда на 2.0° превышала температуру окружающего воздуха. Сведения о возможности термоклейстогамии у этого вида имелись и ранее (Шамурин, 1966). При благоприятных погодных условиях *D. borealis* цветет хазмогамно, что благоприятствует перекрестному опылению.

Наблюдения над суточным ритмом цветения и опыления данного вида проводились непрерывно в течение 10 суток, ход раскрывания цветков

Т

Сезонный ритм цветения зла

Вид	Июль																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Hierochloë alpina[1]	+	+	+	+	+	+	+	●	●	●	+	+	+	+						
Alopecurus alpinus						+	+	+	+	+	●	●	●	+	+	+				
» »										+	+	+	+	●	●	●	●	●	●	●
Hierochloë pauciflora													+	+	+	+	+	+	+	●
Festuca baffinensis																			+	+
Festuca brachyphylla																				
Trisetum spicatum																				
Puccinellia angustata																				
Dupontia fisheri																				
Puccinellia colpodioides																				
Poa arctica																				
Deschampsia borealis																				
Leymus interior																				
Arctagrostis latifolia																				
Среднесуточная температура воздуха (по данным метеостанции бухты Роджерса):	3.2°	2.1	3.5	2.8	1.1	0.3	1.8	3.0	5.2	6.8	6.6	6.8	4.6	4.2	3.5	5.0	2.1	4.1	4.6	3.0

Примечание. + — дни цветения, ● — дни наблюдений.

---

[1] Места наблюдений: *Hierochloë alpina* на склоне горы, *Alopecurus alpinus* — пе лись в окрестностях поселка.

на протяжении 5 суток показан на рис. 1. В первые трое суток наблюдений раскрывались немногие цветки. Интенсивность цветения в эти дни определялась суточным ходом экологических факторов, главным образом температуры. Вследствие того, что температура воздуха (*t*) не опускалась ниже 3.2°, раскрывание цветков происходило (*a*) и в ночные часы.

В ясный безоблачный день 3 VIII, когда была отмечена максимальная за последние дни температура воздуха (*t*) и высокий уровень освещенности (*l*), наступило массовое цветение. Основное количество цветков раскрылось с 16 до 24 час., с максимумом цветения в 20 час. Если посмотреть на кривые температуры и освещенности, то видно, что их величины во время массового цветения уже значительно уменьшились. Такое отставание кривой цветения от хода экологических факторов можно объяснить последействием этих факторов, так как раскрывание цветков длится в течение 3—5 часов. Цветение продолжалось и в ночные часы 4 VIII и прекратилось к 8 час. утра, хотя погодные условия в этот день

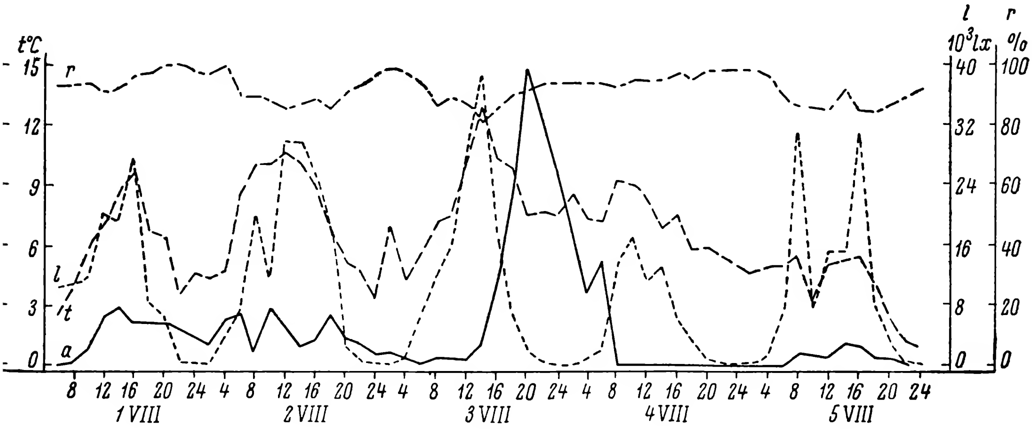


Рис. 1. Суточный ритм цветения *Deschampsia borealis* (а) с 1 VIII по 5 VIII 1972

a — количество раскрывшихся цветков; *t*° С — температура воздуха на высоте 20 см над уровнем почвы; *l* — освещенность; *r* — относительная влажность воздуха на той же высоте

1

рангеля (бухта Сомнительная, 1972 г.)

Июль								Август																					
4	25	26	27	28	29	30	31	1	3	2	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
—	+	+																											
●	●	+																											
—	●	●	●	●	+																								
●	●	●	●	●	●	+	+	+																					
—	+	+	+	+	+	●	●	●	●	●	+																		
—	+	●	●	●	●	●	+	+	+	+																			
	+	●	●	●	●	●	+	+	+	+	+	+	+	+															
			+	+	●	●	●	●	●	●	●	+	+	+															
					+	+	+	+	●	●	●	●	●	●	●	●	+	●	●	●	●	●	+	+					
					+	+	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	+	+	+	+									
												+	+	+	+	+	+	●	●	●	●	●	+	+	+	+	+	+	
												+	+	+	+	+	+	●	●	●	●	●	+	+	+	+	+	+	
1.6	4.3	5.5	4.0	4.3	4.1	4.6	5.4	2.2	4.8	5.2	5.3	4.0	1.6	2.3	1.3	4.1	1.0	0.7	0.1	1.5	4.0	2.8	2.6	1.3	3.2	4.3	3.3	2.1	1.7°

кт — в долине ручья, второй — в окрестностях поселка; все остальные виды наблюдабыли благоприятными. Возобновившееся в последующие сутки цветение было очень слабым.

Подобным же образом происходило цветение у параллельно наблюдаемой *Puccinellia colpodioides* Tzvel. (рис. 2), а также у *P. angustata* и *Trisetum spicatum*.

Такой тип цветения с массовым раскрыванием цветков в течение 1—2 дней и слабым в остальные дни можно, по-видимому, объяснить тем, что в предшествующий массовому цветению период раскрывание цветков тормозится неблагоприятными погодными условиями, раскрываются лишь немногие цветки, а затем, в дни с наступившими благоприятными условиями погоды, осуществляется как бы «вспышка» цветения, когда раскрывается основная масса цветков. В последующие дни продолжают раскрываться цветки, по тем или иным причинам не успевшие это сделать во время массового цветения. Чем длительнее период с невысокими температурами воздуха, сдерживающими раскрывание цветков и выдвигание пыльников, тем выше интенсивность цветения при наступлении благоприятных погодных условий.

Слабопротерандричные цветки *Puccinellia colpodioides* при средней температуре воздуха на уровне соцветий 9.0° раскрывались в течение 6 час. Пониженные температура и освещенность, а также высокая влажность воздуха благоприятны для длительного сохранения восприимчивости рылец и задерживают вскрывание пыльников. Вследствие неодновременного выдвигания и вскрывания пыльников в цветке значительно увеличивается время пыления. Раскрывание цветков другой бескильницы *P. angustata* и *Trisetum spicatum* происходило в течение 5 час. при средней температуре в этот период 10.0°. При низкой температуре воздуха пыльники у данных злаков вскрываются внутри цветковых чешуй, что создает предпосылки для автогамии.

У другой части злаков (*Arctagrostis latifolia*, *Dupontia fisheri*, *Hierochloë pauciflora*, *Leymus interior*, *Poa arctica* суточный ритм цветения также определялся ходом экологических факторов, и, как правило, выражался одновершинной кривой с максимумом в наиболее теплые дневные часы (рис. 3). Цветение данных видов было сравнительно равномерным, что, по-видимому, объясняется отсутствием в период их цветения значительных повышений температуры, которые могли бы вызвать в отдельные дни особенно массовое раскрывание цветков и выдвигание пыльников.

У *Arctagrostis latifolia* и *Leimus interior* раскрывание слабопротерандричных цветков длилось в течение 8 час. при средней температуре воздуха на уровне соцветий 3.9° Еще более продолжительным было раскрывание слабопротерандричных цветков *Dupontia fisheri*. Так, при средней температуре 8.7° и относительной влажности воздуха 92% цветки раскрылись за 13 час. Пыльники в цветке выдвигаются и вскрываются неодновременно, увеличивая время пыления одного цветка.

У обоеполых резко протогиничных цветков *Hierochloë pauciflora* интервал между фазами цветения составил 8 суток. Рыльца сохраняли способность воспринимать пыльцу и после наступления мужской фазы, обусловливая возможность автогамии данного вида. Биология мужских цветков этого вида требует уточнения.

Слабопротогиничные цветки *Poa arctica* раскрывались в течение 4 суток при среднесуточных температурах 4.7—7.5°. Наряду с возможностью гейтеногамии и автогамии у этого растения не исключен апомиксис.

Иной суточный ритм цветения выявился у *Alopecurus alpinus* (рис. 4 и 5) и *Hierochloë alpina* (рис. 6). При благоприятных погодных условиях массовое выдвигание пыльников в цветках обоих злаков происходило утром, чаще всего в 8—10 час., когда температура и освещенность обычно еще не достигают максимальных величин. Длительное сохранение условий пониженной температуры прекращало или смещало массовое цветение на более теплые околополуденные часы.

Цветки *A. alpinus* резко протогиничные, длительность женской фазы составляла 4—5 суток. Наложение фаз цветения отсутствует. Обоеполые

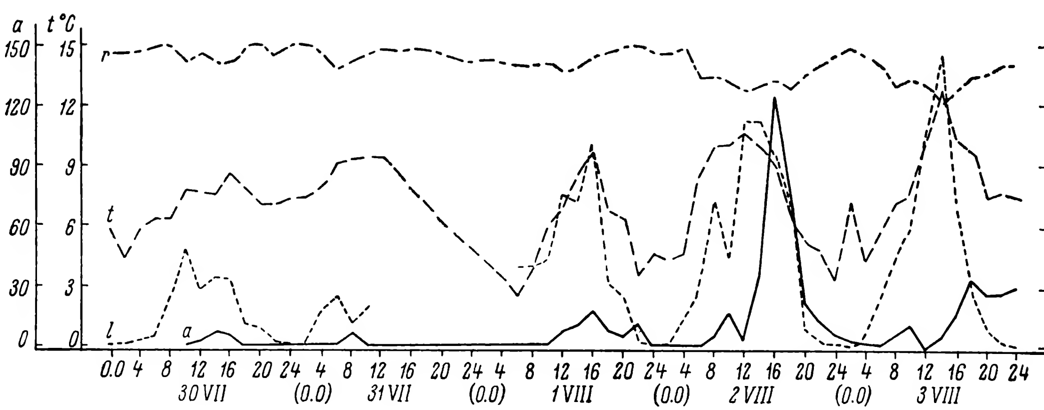


Рис. 2. Суточный ритм цветения *Puccinellia colpodioides* (а) с 30 VII по 3 VIII 1972

Обозначения те же, что и на рис. 1

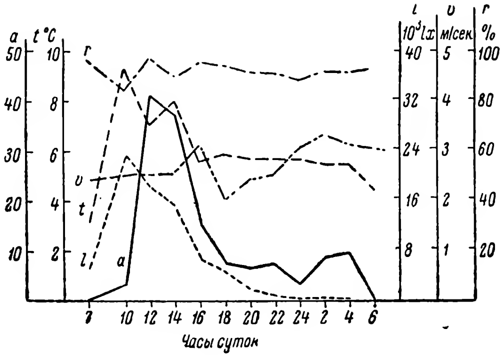


Рис. 3. Суточный ритм цветения *Leymus interior* (*a*) 13 VIII 1972

a — количество раскрывшихся цветков; *t*° С — температура воздуха на высоте 25 см над уровнем почвы; *r* — относительная влажность на той же высоте; *v* — скорость ветра на той же высоте; *l* — освещенность

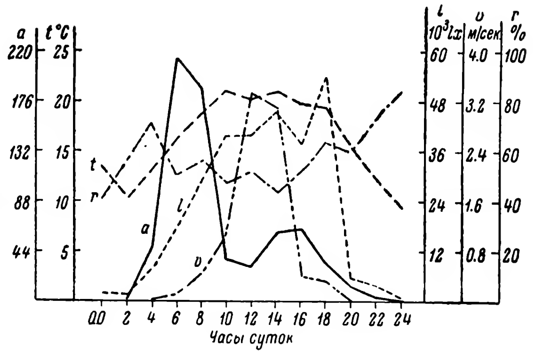


Рис. 4. Суточный ритм выдвигания пыльников *Alopecurus alpinus* (*a*) 12 VI 1972

Обозначения те же, что и на рис. 3

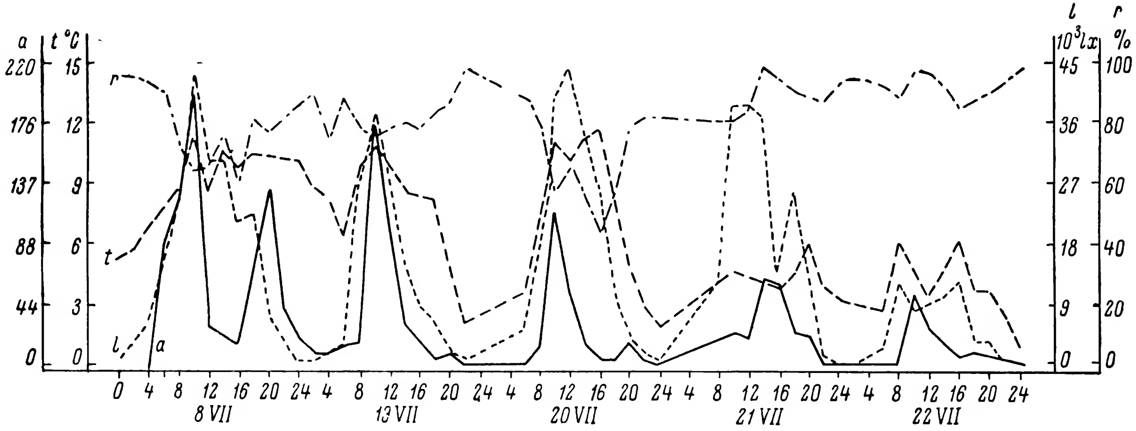


Рис. 5. Суточный ритм выдвигания пыльников *Alopecurus alpinus* (*a*) с 18 по 22 VII 1972

Обозначения те же, что и на рис. 1

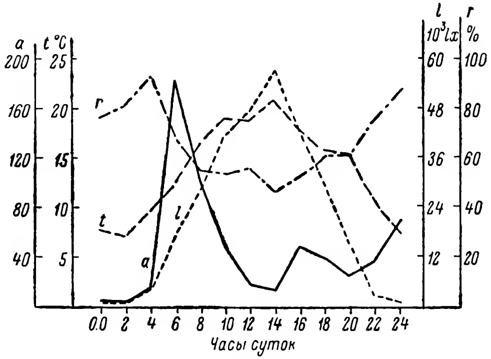


Рис. 6. Суточный ритм выдвигания пыльников *Hierochloë alpina* (*a*) 9 VII 1972

Обозначения те же, что и на рис. 1

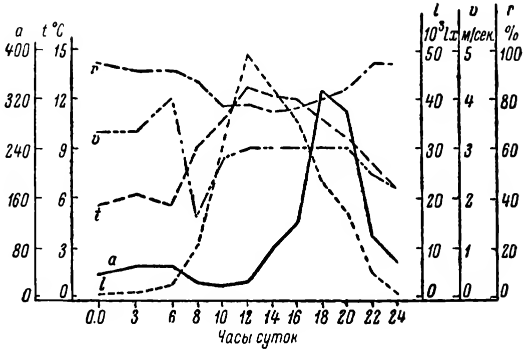


Рис. 7. Суточный ритм цветения *Festuca brachyphylla* (*a*) 25 VII 1972

Обозначения те же, что и на рис. 3

цветки *H. alpina* также резко протогиничные, длительность женской фазы составляла у этого растения 8 суток. Мужская фаза длилась, в зависимости от погодных условий, от нескольких часов до 2 и более суток. У *H. alpina* наблюдалось пыление при неутраченной способности рылец воспринимать пыльцу, что допускает возможность автогамии, а также гейтеногамии. Биология мужских цветков *H. alpina* также требует уточнения.

Наблюдения над суточным ритмом выдвигания пыльников у *Alopecurus alpinus* проводились последовательно в двух местообитаниях: у подножия гор Сомнительных и в окрестностях п. Звездного. В первом местообитании климатические условия значительно более благоприятны для цветения растений, чем на берегу моря, где расположен поселок (Шамурин, Тихменев, 1971).

Выдвигание пыльников у лисохвоста альпийского 12 VII 1972 (рис. 4) началось в 3 часа утра (*a*) и к 6 час. количество выдвинувшихся пыльников уже было максимальным. В последующие часы интенсивность выдвигания пыльников уменьшилась, в то же время температура воздуха продолжала возрастать и к 14 час. достигла максимальной величины; слабое цветение наблюдалось и в ночные часы. Подобным образом происходило выдвигание пыльников у *A. alpinus* и в дальнейшие сутки (рис. 5). Понижение температуры до 3.0° прекращало цветение.

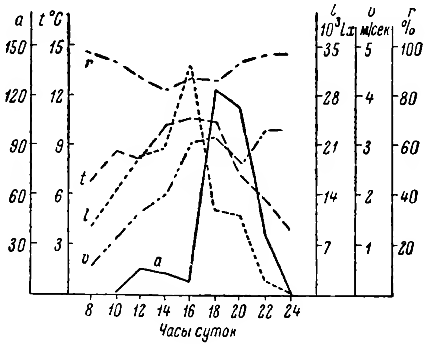


Рис. 8. Суточный ритм цветения *Festuca baffinensis* (*a*) 28 VII 1972

Обозначения те же, что и на рис. 3

Такая же приуроченность массового выдвигания пыльников в цветках обоих типов к утренним часам выявилась и у *H. alpina* (рис. 6). Благодаря высокой температуре и низкой влажности воздуха, которые наблюдались в течение всего периода цветения этого вида, выдвигание пыльников не прекращалось и в ночные часы.

Определенный суточный ритм цветения при благоприятных условиях выявился и у изученных овсяниц *Festuca baffinensis* и *F. brachyphylla*. Эти виды имеют тенденцию массово цвести в вечерние часы.

Раскрывание слабопротерандричных цветков обеих овсяниц длилось 4—5 час., и они могут оставаться открытыми от нескольких часов до нескольких суток. При низкой температуре в условиях высокого уровня освещенности у *F. brachyphylla* возможна термоклейстогамия. У обеих овсяниц цветение хазмогамное, но возможны также автогамия и гейтеногамия.

Проследим ход раскрывания цветков *F. brachyphylla*, наблюдавшийся 25 VII 1972 (рис. 7). Начавшееся в предыдущий день цветение благодаря достаточно высокой температуре не прекратилось и в ночные часы 25 VII. В этот день, как можно видеть на рис. 7, основная масса цветков раскрылась с 16 до 20 час., т. е. когда температура и освещенность в значительной степени уже уменьшились. Слабое цветение продолжалось и в ночные часы следующих суток. Подобный суточный ритм цветения был наиболее типичным для данного вида и в другие дни наблюдений.

Такой же суточный ритм раскрывания цветков проявился и у *F. baffinensis* (рис. 8).

Таким образом, суточная ритмика и интенсивность цветения изученных злаков в значительной степени определялись погодными условиями в данный день, а также погодными условиями и интенсивностью цветения в предшествующие сутки. После длительного периода неблагоприятных погодных условий, когда раскрывание цветков и выдвигание пыльников в значительной степени тормозилось или вообще прекращалось, наступление, теплых солнечных дней вызывало интенсивное цветение растений. В такие дни массовое цветение происходит в любое время суток при достижении определенных для каждого вида величин экологических факторов, причем некоторые виды (*Puccinellia colpodioides*, *Festuca baffinensis* и др.) способны отцвести в течение 1—2 суток повсеместно. Длительность жизни цветков злаков определяется погодными условиями в период цветения. Низкая температура и высокая влажность воздуха благоприятны для длительного сохранения восприимчивости рылец, в то же время подобные внешние условия задерживают вскрывание пыльников.

Плодоношение

Для выяснения эффективности разных способов опыления нами были проведены опыты по изоляции цветков и соцветий. Изоляция осуществлялась при помощи полиэтиленовой пленки или пергамента, натянутых на проволочный каркас. Применявшиеся для изоляции материалы, к сожалению, обладали определенными недостатками: пленка создает парничковый эффект, а намокший от дождя пергамент легко рвется ветром. Возникала необходимость повторной изоляции тех растений, изоляторы которых были повреждены, что не всегда было выполнимо из-за относительно одновременного перехода к цветению растений одного вида. В качестве контрольных использовались соседние заэтикетированные растения, находившиеся в одинаковой фазе развития с изолированными.

В течение 1971—1972 гг. опыты по изоляции удалось провести для 10 видов злаков (табл. 2). У некоторых поздноцветущих видов (*Arctagrostis latifolia*, *Leymus interior*) семена не успевали завязаться вследствие наступления неблагоприятных погодных условий. Низкое завязывание семян наблюдалось также у *Hierochloë pauciflora*. Вследствие неблагоприятных погодных условий (постоянные туманы, низкая температура воздуха), которые имели место во время пыльниковой фазы цветения данного злака, завязывание семян у свободноцветущих растений составило 12%, а у изолированных экземпляров оно было еще меньшим.

Проведенные опыты по изоляции подтвердили первоначальные выводы о способах опыления изученных злаков, основанные на наблюдениях над биологией цветка, а именно о наличии у них гейтеногамии и автогамии. Исключением является *Alopecurus alpinus*, у которого благодаря отсутствию наложения фаз цветения имеется только перекрестное опыление и у изолированных экземпляров семена не завязывались. У контрольных растений этого вида завязывание семян в течение обоих сезонов равнялось 70%. Учитывая это, можно сказать, что перекрестное ветроопыление в специфических условиях Арктики достаточно эффективно. У изолированных растений остальных злаков завязывание семян было достаточно высоким и чаще всего равнялось или было немногим меньше такового у свободноцветущих экземпляров. Процент завязывания семян у контрольных растений колебался от 60 у *Dupontia fisheri* до 93 у *Deschampsia borealis*.

Наиболее благоприятные условия для успешного плодоношения злаков имеются в местообитаниях, удаленных от берега моря. Ранний сход снега, более оптимальный микроклимат в этих местах способствуют полному развитию и созреванию семян растений. Успешное развитие завязавшихся плодов осуществляется и в достаточно теплые дни первой половины сентября.

На основании вышеизложенного можно сделать следующие выводы. Для большинства изученных злаков в условиях о. Врангеля характерно отсутствие определенного суточного ритма в их развитии (*Deschampsia borealis*, *Puccinellia colpodioides* и др.), он тесно сопряжен с ходом экологических факторов, и интенсивность раскрывания цветков и выдвигания пыльников определялась главным образом температурой. Наиболее массовое цветение этой группы злаков происходит чаще всего в теплые около-

ТАБЛИЦА 2

Завязывание плодов у злаков в районе бухты Сомнительной в 1971—1972 гг.

Вид	Местообитание	Изолированные или свободноцветущие растения (контроль)	Количество генеративных побегов	Среднее количество цветков на генеративный побег	Среднее количество завязавшихся плодов на генеративный побег	Среднее завязывание плодов (в %)	Дата сбора
Hierochloë alpina	Склон горы	Пергаментный изолятор	30	23	14	61.4	8 VIII 1972
» »	» »	Контроль	39	23	19	82.9	То же
Alopecurus alpinus	Злаково-разнотравная тундра	Пленочный изолятор	10	49	0	0	4 IX 1971
» »	То же	Контроль	20	53	37.1	70.0	То же
» »	» »	Пергаментный изолятор	20	55	0.0	0.0	7 VIII 1972
» »	» »	Контроль	20	60	42.5	70.8	29 VIII 1972
Hierochloë pauciflora	Влажная разнотравно-моховая	Пергаментный изолятор	20	17	1.7	10.0	То же
» »	То же	Контроль	30	17	2.3	12.5	» »
Festuca baffinensis	Пойма реки	Пергаментный изолятор	29	30	20.4	68.0	» »
» »	» »	Контроль	33	32	25.3	79.0	» »
F. brachyphylla	Злаково-разнотравная тундра	Пленочный изолятор	26	23	19.7	85.6	13 IX 1971
» »	То же	Контроль	31	25	21.5	86.0	То же
» »	» »	Пергаментный изолятор	29	26	19.8	76.1	29 VIII 1972
» »	» »	Контроль	23	28	21.6	77.1	То же
Trisetum spicatum	» »	Пергаментный изолятор	27	79	60.0	76.0	31 VIII 1972
» »	» »	Контроль	24	84	66.3	78.9	То же
Puccinellia angustata	» »	Пергаментный изолятор	40	50	35.0	70.1	29 VIII 1972
» »	» »	Контроль	56	79	56.8	72.0	То же
Dupontia fisheri	Пойма реки	Пленочный изолятор	10	44	22.8	51.8	13 IX 1971
» »	» »	Контроль	10	47	28.2	60.0	То же
» »	» »	Пергаментный изолятор	20	39	20.4	52.2	29 VIII 1972
» »	» »	Контроль	30	43	30.1	70.0	То же
Deschampsia borealis	Злаково-разнотравная тундра	Пленочный изолятор	90	135	123.0	91.2	15 IX 1971
» »	То же	Контроль	82	120	111.7	93.1	То же
» »	» »	Пергаментный изолятор	98	140	88.2	63.0	29 VIII 1972
» »	» »	Контроль	91	131	84.5	64.5	То же
Poa arctica	Злаково-разнотравная тундра	Пленочный изолятор	10	62	51.2	81.9	8 IX 1971
» »	То же	Контроль	20	70	61.7	88.1	То же
» »	» »	Пергаментный изолятор	20	64	57.7	90.2	31 VIII 1972
» »	» »	Контроль	20	59	52.5	88.9	То же

полуденные часы. У другой части злаков при благоприятных погодных условиях проявляется тенденция массово цвести в определенное время суток. Такие виды можно условно разделить на утренние (*Alopecurus alpinus*, *Hierochloë alpina*) и вечерние (*Festuca baffinensis*, *F. brachyphylla*). Низкая температура может смещать массовое цветение данных видов на более теплые околополуденные часы. Суточный ритм цветения изученных злаков, как правило, выражается одновершинной кривой. Цветение изученных злаков при достаточно высокой температуре воздуха на уровне соцветий (4.0—5.0°) может происходить и в ночные часы. Опыты по изоляции показывают, что наряду с перекрестным опылением (за исключением *Alopecurus alpinus*) широко распространена и имеет большое значение в качестве резервного способа опыления злаков в Арктике автогамия. Завязывание семян у свободноцветущих растений колебалось от 60% (*Dupontia fischerii*) до 93% (*Deschampsia borealis*). Наиболее благоприятные условия для полного развития и созревания семян злаков имеются в местообитаниях, удаленных от берега моря.

ЛИТЕРАТУРА

Арктическая флора СССР. (1964). Т. II. Под ред. А. И. Толмачева. Банникова В. А. (1970). Цветение и опыление сорго. Уч. зап. Пермск. гос. унив. Биология, 206. — Белковская Т. П. (1970). Характер цветения разных видов пшеницы. Уч. зап. Пермск. гос. унив., Биология, 206. — Петровский В. В. (1967). Очерк растительных сообществ центральной части острова Врангеля. Бот. ж., 52, 3. — Петровский В. В. (1973). Список сосудистых растений острова Врангеля. Бот. ж., 58, 1. — Пономарев А. Н. (1964). Цветение и опыление злаков. Уч. зап. Пермск. гос. унив., Биология, 114. — Пономарев А. Н. (1966). О некоторых приспособлениях злаков к опылению ветром. Бот. ж., 51, 1. — Пономарев А. Н. (1970). О постановке и направлениях антэкологических исследований. Уч. зап. Пермск. гос. унив., Биология, 206. — Пономарев А. Н., М. Б. Русакова. (1968). Суточная ритмика опыления и видообразование у злаков. Бот. ж., 53, 10. — Пономарев А. Н., М. Б. Русакова. (1971). Суточная ритмика цветения и опыления у аллопатрических таксонов некоторых полиморфных видов злаков. В сб.: Топологические исследования степного ландшафта. — Прикладной климатологический справочник Северо-Востока СССР. (1960). Под ред. Н. К. Клюкина. — Шамурин В. Ф. (1958). О суточном ритме и экологии цветения некоторых арктических растений. Бот. ж., 43, 8. — Шамурин В. Ф. (1966). Сезонный ритм и экология цветения растений тундровых сообществ на севере Якутии. В сб.: Растительность Крайнего Севера и ее освоение,8. — Шамурин В. Ф., Е. А. Тихменев. (1971). Цветение и плодоношение бобовых (*Leguminosae*) и норичниковых (*Scrophulariaceae*) на острове Врангеля. Бот. ж., 56, 3. Beddows A. R. (1931). Seed setting and flowering in various grasses. Welsh Pl. Breed Sta. Bull., Ser. H., 12. — Hackel E. (1887). *Gramineae*. In: Engler u. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 7. — Knoll J. G. u. G. Bauer. (1959). Die Graser. Allgemeine Teil. Handbuch der Pflanzenzüchtung, 2 Auflage , 4. — Knuth P. P. (1899). Handbuch der Blütenbiologie. 2, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград
и
Пермский
государственный университет
им. А. М. Горького.

(Получено 13 IV 1973).

УДК 582.893 (574)

М. Г. Пименов и Л. И. Сдобнина

О НЕКОТОРЫХ ВИДАХ *LIBANOTIS* (HALL.) ZINN, ОПИСАННЫХ ИЗ КАЗАХСТАНА

M. G. PIMENOV AND L. I. SDOBNINA. ON SOME SPECIES OF *LIBANOTIS* (HALL.) ZINN, DESCRIBED FOR KAZAKHSTAN

В статье разбираются вопросы систематики казахстанских видов *Seseli* и *Libanotis*: *S. abolinii*, *S. songoricum*, *L. michaylovae*, *L. turajgyrica*, *L. marginata* и *L. petrophila*. Описана одна новая секция рода *Seseli*, предложено 3 новых номенклатурных комбинации.

Обрабатывая виды рода *Libanotis* (Hall.) Zinn СССР, мы обратили внимание на то, что для Казахстана принимается (Коровин, 1963; Байтенов, 1972) необычно большое число видов этого рода и что многие из них существенно отличаются от типа этого таксона, и предприняли критическое изучение видов *Libanotis* и близкого к нему рода *Seseli* флоры Казахстана.

1. *Libanotis michaylovae* Korov. и *L. turajgyrica* Bajt.

С гор, окружающих с севера и юга Илийскую долину (южный склон Джунгарского Алатау, хр. Турайгыр, Сюгаты) описано несколько видов *Seseli* и *Libanotis*; встречаются довольно разнообразные виды, такие как *Seseli sessiliflorum* Schrenk, *S. iliense* (Regel et Schmalh.) Lipsky, *S. abolinii* (Korov.) Schischk., *S. aemulans* M. Pop., здесь находится один из центров развития рода *Seseli*.

Из родства *S. abolinii* было описано в недавнее время еще несколько видов, выделение которых нам представляется излишним.

Мы исследовали типы *Seseli abolinii* (Korov.) Schischk. (*Phlojodicarpus abolinii* Korov., *Libanotis abolinii* (Korov.) Korov.), хранящиеся в Ташкенте (ТАК, изосинтип — LE), *S. songoricum* Schischk. (LE), *L. michaylovae* Korov. (AA) и *L. turajgyrica* Bajt. (AA, изотип — LE).

Из этих видов первый по времени его обнародования — *S. abolinii*, описан по сборам Р. И. Аболина, сделанным в 1917 г. на южном склоне Джунгарского Алатау и на хр. Турайгыр. Типовой материал этого вида: 1) Семиреченская область, Джаркентский уезд, Джунгарский Алатау, горы Кок-джета, р. Зап. Усек, ур. Талдысу, зона лесная, выс. 980 саж., скелетные конгломератовые склоны 2 8 1917, № 4801, Р. Аболин, Л. Борман, Э. Штернберг (ТАК, LE); 2) Семиреченская обл., Верненский у., хр. Турайгыр, перевал Теректы, зона лесная, выс. 950 саж., 11 7 1917, № 3552 Р. Аболин (ТАК); 3) Семиреченская обл., Джаркентский у., Джунгарский Алатау, хр. Суат-тау, ур. Кара-сай, зона лесная, выс. 975 саж., скалистые склоны 3 8 1917, № 4925. Р. Аболин, Л. Борман, Э. Штернберг (ТАК): 4) Семиреченская обл., Джунгарский Алатау, горы Кату-Дуван, долина р. Борохудзир, зона степная, выс. 650 саж., скалистый склон, 28 6 1917, № 4165, они же (ТАК).

Таким образом, типовой материал *S. abolinii* представлен синтипами. Он не совсем однороден. Так, экземпляры под № 3552, 4925, 4165 и не цитируемый в протологе еще один сбор Аболина с р. Усек (ур. Сары-Бастау, зона лесная, выс. 580 саж., ксероморфный луг на конгломератах, 18 7 1917, № 4551 — ТАК) имеют сравнительно короткие конечные доли пластинки листа и вообще более ксерофильный облик, чем сбор под № 4801.

Листы №№ 3552, 4165, 4925 вполне соответствуют типу вида *S. songoricum* Schischk., позже описанного Б. К. Шишкиным (1950) с пер. Алтын Эмель (Altyn-imel pass. 15.8. 1880. A. Regel—LE). При описании *S. songoricum* Шишкин, очевидно, имел возможность сравнить его с единственным имеющимся в Ленинграде изотипом *S. abolinii*, а именно с листом под № 4801. Этот экземпляр отличается от остальных синтипов вытянутыми конечными долями пластинки листа и более мезоморфным обликом.

Для выяснения характера отличий рассматриваемых видов мы провели специальные наблюдения на М. Усеке, откуда описан вид *Seseli abolinii*. В долине этой реки, от впадения ее в Усек и вверх до начала появления хвойных деревьев (*Picea schrenkiana* C. A. Mey.), *S. abolinii* имеет широкое распространение. Мы сравнили сборы этого вида, сделанные в трех пунктах: 1) нижнее течение М. Усека, лев. берег, около выс. 1856 м (герб. № 72.-600), 2) юго-зап. склон г. Талгар, скалы на левом берегу М. Усека (герб. № 72-617), 3) склон террасы прав. берега М. Усека в 2 км выше впадения Талды-су (Талды-булака), опушка пойменного леса (герб. № 72-622). При этом мы наблюдали постепенное изменение формы конечных долей листа от укороченных, соответствующих типу *S. songoricum* с пер. Алтын-Эмель, до более длинных (*S. abolinii* s. str.). Мы пришли к выводу, что под названием *S. songoricum* и *S. abolinii* описаны экологические формы одного и того же вида; первая — более ксерофильная. Что касается степени срастания листочков оберточек, то этот признак вообще значительно варьирует в роде *Seseli* и не может служить для различения *S. abolinii* и *S. songoricum*.

Поскольку Е. П. Коровин (1924) не указал, какой из цитируемых в протологе листов надо считать типом вида, следует выделить лектотип *S. abolinii*. В соответствии с Международным Кодексом ботанической номенклатуры, рекомендующим не руководствоваться при выборе лектотипа такими чисто формальными соображениями, как предпочтение первого из цитируемых в протологе образцов, мы предлагаем считать лектотипом растение под № 4165, вполне соответствующее описанию. Тогда образцы под № 4801, 3552, 4925 будут паратипами.

S. songoricum оказывается более поздним синонимом *S. abolinii*.

С хр. Турайгыр, который Коровин (1924) указывал в протологе как район распространения *Phlojodicarpus abolinii*, М. С. Байтеновым (1968) был описан новый вид *Libanotis turajgyrica* Bajt. (Заилийский Алатау, хр. Турайгыр, возвышенность Серактас, каменистые склоны, 28 8 1967. М. Байтенов — АА). При описании этот вид не сравнивали ни с *S. abolinii*, ни с *S. songoricum*, а лишь с *Libanotis eriocarpa* Schrenk (*Seseli eriocarpum* (Schrenk) B. Fedtsch.), от которого он, конечно, отличается по ряду признаков. Лишь в «Иллюстрированном определителе растений Казахстана» Байтенов (1972) указал отличие своего вида от *S. abolinii* и *S. songoricum*. Однако эти отличия носят чисто количественный характер. Их анализ позволяет рассматривать *L. turajgyrica* лишь как обедненную форму *S. abolinii*.

В Гербарии Института ботаники АН КазССР (АА) мы исследовали тип недавно выделенного вида *Libanotis michaylovae* Korov. (Коровин, 1962) и также не обнаружили никаких отличий его от *S. abolinii* и *S. songoricum*. Видовую самостоятельность этого вида не признает также и Байтенов (1972). Тип *L. michaylovae* также собран на южных склонах Джунгарского Алатау (Montes Dshungarsky-Alatau, pars meridionalis, in angustis Suak-su, ad locos lapidosos, 22 8 1938, V. P. Michaylova).

По нашему мнению, все рассмотренные здесь названия относятся к одному и тому же виду, характеризующемуся определенной изменчивостью, отражающей пестроту и контрастность условий местообитаний *S. abolinii* на южных склонах Джунгарского Алатау и восточной оконечности Заилийского Алатау.

Строение плодов этого вида [1] (рис. 1) достаточно типично для рода *Seseli*. Мерикарпии 3.5×1—2 мм, округлой формы, со спинки слегка сжатые и сильно опушенные, с 5 хорошо заметными ребрами, причем краевые реб-

---

[1] Типовой материал *S. abolinii*, а также и *S. songoricum* собран в фазе цветения или незрелых плодов. Для приводимого нами описания строения зрелых плодов рассматриваемых таксонов мы провели в классических местообитаниях *S. songoricum* и *S. abolinii* специальные сборы (топотипы) в более позднюю фазу развития.

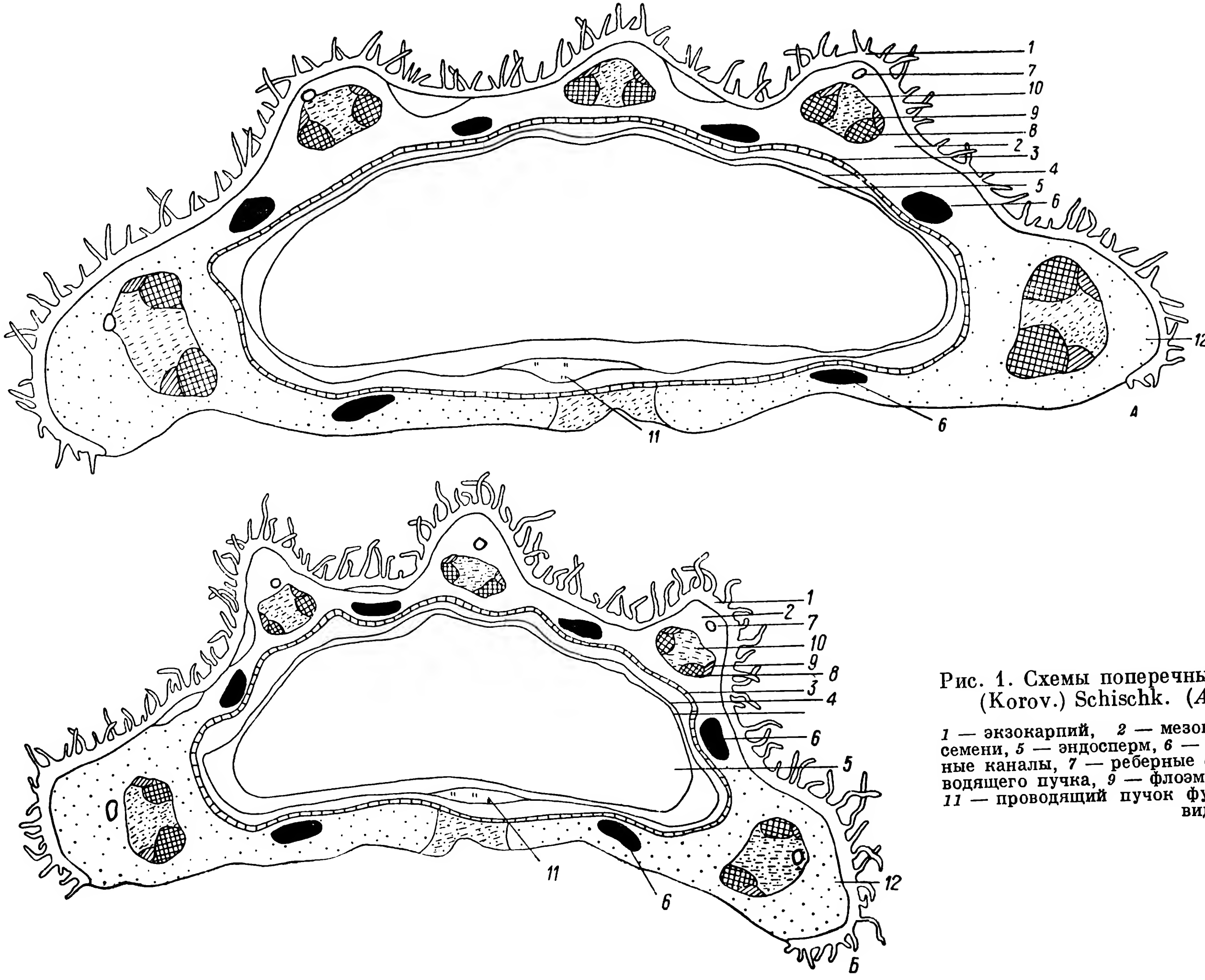


Рис. 1. Схемы поперечных срезов мерикарпиев *Seseli abolinii* (Korov.) Schischk. (*А*) и *S. songoricum* Schischk. (*Б*)

1 — экзокарпий, *2* — мезокарпий, *3* — эндокарпий, *4* — оболочка семени, *5* — эндосперм, *6* — ложбиночные и комиссуральные секреторные каналы, *7* — реберные секреторные канальцы, *8* — ксилема проводящего пучка, *9* — флоэма проводящего пучка, *10* — склеренхима, *11* — проводящий пучок фуникулуса, *12* — клетки с округло-щелевидной пористостью ра несколько более широкие, чем спинные. Клетки экзокарпия однослойные с многочисленными выростами (волосками) и сильно утолщенными наружными оболочками, покрытыми кутикулой. На комиссуральной стороне экзокарпий прерывается. Клетки мезокарпия тонкостенные, местами отстающие от экзокарпия, с образованием воздушных полостей. В краевых ребрах и на коммиссуральной стороне мезокарпий представлен довольно крупными клетками с одревесневшими оболочками, имеющими щелевидные поры. Проводящих пучков по 2 в каждом ребре. Флоэма пучков обращена к периферии мерикарпия и состоит из немногочисленных мелких клеток, часто разрушающихся в зрелом плоде. Клетки ксилемы имеют сильно одревесневшие толстостенные оболочки и довольно узкий просвет. Между двумя проводящими пучками, в центре ребер находится склеренхима. Клетки склеренхимы имеются также у колонки. В каждом ребре расположено по одному канальцу. Ложбиночные каналы сравнительно мелкие, одиночные, на комиссуральной стороне их 2. Обкладочные клетки каналов однорядные. Ложбиночные и комиссуральные каналы отделены от эндокарпия 1—2 слоями клеток. Эндокарпий состоит из вытянутых в тангентальном направлении крупных тонкостенных клеток. Семенная оболочка (эпитегма) в зрелых плодах частично разрушается и отстает от эндокарпия и эндосперма с образованием полостей. Эндосперм слегка сжатый со спинки и слабовогнутый на комиссуральной стороне. Клетки эндосперма крупные, заполнены зернистым содержимым.

Изучение строения плодов рассматриваемого вида подтверждает отнесение его к роду *Seseli.*

Seseli abolinii (Korov.) Schischk. 1950, Фл. СССР, 16 : 505 — *Phlojodicarpus abolinii* Korov. 1924, Бот. мат. герб. Главн. бот. сада, 5 : 74 — *Libanotis abolinii* (Korov.) Korov. 1963, Фл. Казахст., 6 : 351—*S. songoricum* Schischk. 1950, Фл. СССР, 16 : 602 — *L. songorica* (Schischk.) Korov. 1963, Фл. Казахст., 6 : 350 — *L. michaylovae* Korov. 1962. Тр. Инст. бот. АН КазССР, 13 : 254 — *L. turajgyrica* Bajt. 1968, Вестн. АН КазССР, 7(279) : 67.

Лектотип: Семиреченская обл., Джунгарский Алатау, горы, Кату-Дуван, долина р. Борохудзир, зона степная, выс. 650 саж, скалистый склон, 28 6 1917, № 4165, Р. Аболин Л. Борман, Э. Штернберг (ТАК).

Распространение: южный склон Джунгарского Алатау и восточная оконечность Заилийского Алатау (хр. Турайгыр и Сюгаты) (рис. 2).

Seseli abolinii и близкие к нему виды — *S. eriocarpum* (Schrenk) B. Fedtsch. и *S. mironovii* (*Libanotis mironovii* Korov. 1962, Тр. Инст. бот. АН КазССР, 13 : 252) принадлежат к группе среднеазиатских видов рода, не имеющих близкородственных видов в других частях ареала *Seseli.* Они были выделены Шишкиным во вновь установленный им ряд *Eriocarpae* Schischk., который, однако, был описан только на русском языке. Мы считаем целесообразным трактовать эту группу, включая еще ряд среднеазиатских и казахстанских видов *Seseli*, как особую новую секцию этого рода.

Seseli L. sect. **Sclerorhiza** M. Pimen. et Sdobn. sect. nov. — Plantae perennis, polycarpicae, raro monocarpicae (*S. incanum*), fere totae caulorhizae ramosae, lignosae. Caules pauci vel numerosi, foliosi, solidi, basi rotundi. Laminae foliorum pinnatisectae, lobis ultimis angustolanceolatis, tenuibus, setarum inanibus. Petioli pubescentes, sectione transversali subtriangulati, solidi, a latere adaxiali emarginati. Fasciculi conductorii petiolares peripherales, collaterales, vaginis sclerenchymatosis donati. Umbellae solidae, radiis dense pubescentes. Involucelli phylla libera. Dentes calycini lanceolati, pilosi. Petela alba, dorso pubescentia. Fructus dense pubescentes. Exocarpium cellulis parenchymatosis. Vittae valleculares solitariae. Stylopodium conicum, stylodia reflexa.

Typus: *S. eriocarpum* (Schrenk) B. Fedtsch.

Affinitas: Sectio intermedia inter sectionibus *Seseli* et *Libanotis* (Zinn) Gren. et Godr. A sect. *Seseli* petalis dorso pubescentibus, petiolis pubescentibus, caulorhizis ramosis et umbellis involucratis differt. A sect. *Libanotis* forma lobis ultimis foliorum, caulorhizis ramosis, vestigiis rigidis petiolorum foliorum tectis, phyllis involucellae paleaceis et dispositione umbellarum differt.

Многолетние поликарпические, редко монокарпические (*S. incanum*) растения, почти все с ветвящимися одревесневшими стеблекорнями. Стебли в числе нескольких или многочисленные, олиственные, плотные, у основания округлые. Пластинки листьев перисторассеченные, конечные доли узколанцетные, тонкие, без щетинок. Черешки опушенные, на поперечном срезе почти трехугольные, плотные, с выемкой с адаксиальной стороны. Проводящие пучки черешков периферические, коллатеральные, с механическими влагалищами. Зонтики плотные, с густо опушенными лучами. Листочки оберточки свободные. Зубцы чашечки ланцетные, опушенные. Лепестки белые, со спинки опушенные. Плоды густо опушенные. Экзокарпий из паренхимных клеток. Ложбиночные каналы одиночные. Подстолбие коническое, стилодии отогнутые.

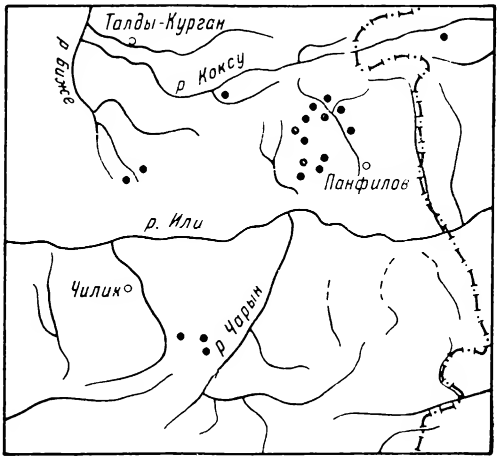


Рис. 2. Карта распространения *Seseli abolinii* (Korov.) Schischk.

Тип: *S. eriocarpum* (Schrenk) B. Fedtsch.

Родство: Секция промежуточная между секциями *Seseli* и *Libanotis* (Zinn) Gren. et Godr. От секции *Seseli* отличается опушенными со спинки лепестками, опушенными черешками, ветвистым стеблекорнем и зонтиками с обертками. От секции *Libanotis* отличается формой конечных долей листа, ветвистым стеблекорнем, покрытым жесткими остатками черешков листьев, пленчатыми листочками оберточки и расположением зонтиков.

К секции *Sclerorhiza* относятся следующие виды: *Seseli abolinii* (Korov.) Schischk., *S. eriocarpum* (Ledeb.) B. Fedtsch., **S. mironovii** (Korov.) M. Pimen. et Sdobn. comb. nov., *S. marginatum* (Korov.) M. Pimen. et Sdobn. (*Libanotis marginata* Korov.), *S. incanum* (Steph.) B. Fedtsch., *S. iliense* Lipsky, *S. lehmannianum* (Bunge) Boiss., **S. nevskii** (Korov.) M. Pimen. et Sdobn. comb. nov. (*Libanotis nevskii* Korov. 1947; Not. Syst. Herb. Inst. Bot. Zool. Ac. Sc. Uzbek. 8 : 19), *S. unicaule* (Korov.) M. Pimen., *S. fasciculatum* (Korov.) Schischk., *S. korovinii* Schischk. Все они распространены в Средней Азии и Казахстане. Группу видов, наиболее близких к типовому виду секции *S. eriocarpum*, — образуют казахстанские виды — *S. abolinii*, *S. mironovii* и *S. marginatum*. На анализе последнего из этих видов мы считаем нужным остановиться подробнее.

2. *Libanotis marginata* Korov.

Этот вид, описанный в 1924 г. (Коровин, 1924) из Западного Тянь-Шаня, позже не был признан Шишкиным и отнесен им в синонимы *Seseli lehmannianum* (Bunge) Boiss. Последний вид Шишкин понимал очень широко и включал в него, например, такой хорошо отграниченный морфологически, географически и экологически таксон, как *Libanotis unicaulis* Korov. Коровин (1959, 1963), а затем и Байтенов (1972) справедливо восстановили *Libanotis marginata* Korov. как самостоятельный таксон. Действительно, этот вид имеет лишь внешнее сходство, да и то только по гербарным образцам, а не в природе, с *S. lehmannianum*. Из специфических признаков вегетативных органов *L. marginata* обращает на себя внимание сохраняющиеся на стеблекорне в течение нескольких лет очень жесткие черешки листьев.

По строению плодов (рис. 3) *L. marginata* также хорошо отличается от *S. lehmannianum*. Мерикарпии *L. marginata* 3.5—4×1.5—2.5 мм, овальной формы, густо опушенные. Спинные ребра слабо выступающие, краевые более широкие. Экзокарпий однослойный, крупноклеточный, снаружи покрыт слоем кутикулы; волоски многочисленные. На комиссуральной стороне экзокарпий прерывается у вершины краевых ребер. Клетки мезокарпия мелкие, тонкостенные, лишь в краевых ребрах и на коммиссуре располагаются клетки со слегка одревесневающими оболочками, имеющими щелевидные поры. У колонки находится небольшой участок склеренхимы. В каждом ребре — 2 проводящих пучка, состоящих из толстостенных мелких клеток ксилемы и пучковой склеренхимы. В некоторых ребрах наблюдаются экстрафасцикулярные канальцы. Между ребрами расположено по одному ложбиночному секреторному каналу, на комиссуральной стороне 2 канала с однорядными обкладочными клетками. Эндокарпий состоит из тонкостенных вытянутых в тангентальном направлении клеток. Оболочка семени (эпитегма) плотно прилегает к эндокарпию и эндосперму, отделяясь от них лишь на комиссуре. Эндосперм полулунной формы, слегка руминированный , крупноклеточный; заполнен зернистым содержимым.

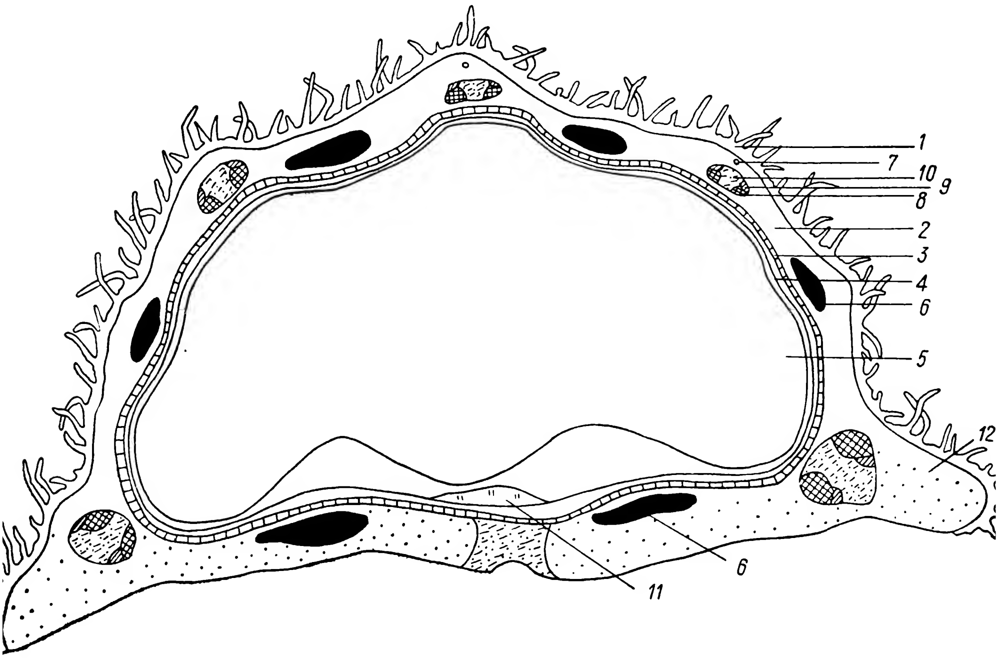


Рис. 3. Схема поперечного среза мерикарпия *Seseli marginatum* (Korov.) M. Pimen. et Sdobn.

Обозначения те же, что на рис. 1

L. marginata характеризуется особым ареалом (см. ниже) в Западном Тянь-Шане, в то время как *S. lehmannianum* — это растение, эндемичное для бассейна р. Зеравшан (Памиро-Алай).

Seseli marginatum (Korov.) M. Pimen. et Sdobn. comb. nov. — *Libanotis marginata* Korov., 1924, Бот. мат. герб. Главн. Бот. сада, 5, 6 : 81; он же, 1959, Фл. Узбекист., 4 : 364; он же, 1963, Фл. Казахст., 6 : 347 — *Seseli lehmannianum* auct. non Boiss.: Шишк. 1950, Фл. СССР, 16 : 506 — *Seseli karatavicum* Schischk. 1950, Бот. мат. герб. Бот инст. АН СССР, 13 : 163.

Лектотип: Сырдарьинская обл., Чимкентский у., верх. часть басс. Аксу, зона степная, выс. ок. 4000 ф., конгломератовый склон, 14.8.1921, № 8275, Р. И. Аболин, М. Г. Попов (ТАК).

Паратипы. Сырдарьинская обл., Аулие-атинский у., южн. оконечность Каратау (apud pag. Galkino), зона степных скальных ксерофитов, 11 9 1921, № 8953, Р. И. Аболин, М. Г. Попов, (ТАК); Сырдарьинская обл., Чимкентский у., г. Ак-баш-тау, р. Бадал (с. Дорофеевка), зона степных скальных ксерофитов, 10 8 1921, Р. И. Аболин, М. Г. Попов (ТАК).

В протологе цитируются также сборы: «Mont. Thian-Shan occident. vall. Ugam, 13 8 1921, Popov et Abolin»; «prope Kovak-ama, 15 8 1921, Popov et Abolin., не обнаруженные нами в ташкентском гербарии. Что же касается сбора Бетгера с оз. Искандер-куль (19 6 1916), также упомянутого в первоописании *L. marginata*, то он относится к виду *S. lehmannianum*.

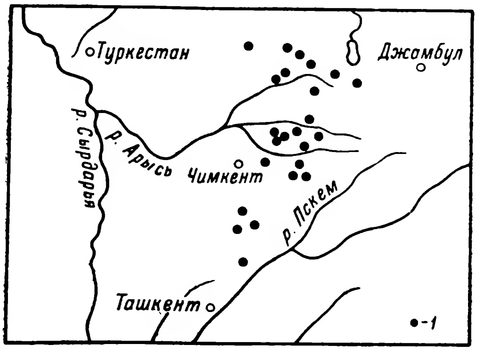


Рис. 4. Карта распространения *Seseli marginatum* (Korov.) M. Pimen. et Sdobn.

1 — местонахождения.

Распространение: Зап. Тянь-Шань — хр. Каратау (южная часть), Боролдай, Таласский (западная оконечность), Угамский хр. (рис. 4).

3. *Libanotis petrophila* Korov.

L. petrophila описан Е. П. Коровиным в 1962 г. из Казахстанского Алтая (Алтай, хр. Сарымсакты, верховья р. Уш-Кунгей, 16 8 1958. Е. Степанова). При описании автор счел нужным отметить, что он не уверен в принадлежности этого вида к роду *Libanotis*, так как не имел в своем распоряжении плодоносящих растений. Недавно Байтенов (1972), обрабатывая зонтичные для «Иллюстрированного определителя растений Казахстана», не признал самостоятельности этого вида и отнес название *L. petrophila* в синонимы к *Pachypleurum alpinum* Ledeb.

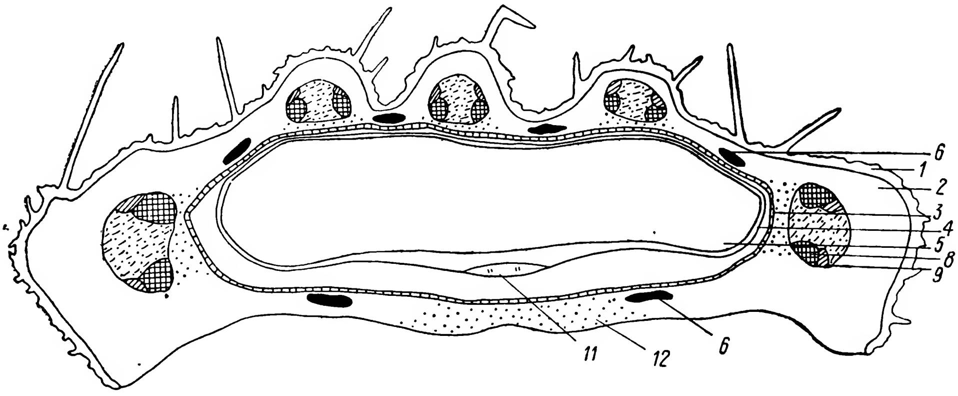


Рис. 5. Схема поперечного среза мерикарпия *Libanotis petrophila* Korov.

Обозначения те же, что на рис. 1

Можно согласиться с Байтеновым лишь в отношении того, что вид *L. petrophila* был описан Коровиным излишне, но признать его синонимом *Pachypleurum alpinum* мы никак не можем. Мы имели возможность посетить классическое местообитание этого вида на хр. Сарымсакты. В верховьях р. Уш-Кунгей действительно много *Pachypleurum alpinum*, однако типовой экземпляр *L. petrophila*, хранящийся в гербарии Института ботаники АН КазССР (АА), резко отличается от этого вида по рассечению листовой пластинки, отстоящему опушению лучей зонтика, не говоря уже о строении плодов. Изучение всех этих признаков позволяет нам прийти к заключению, что под названием *L. petrophila* Коровиным снова был описан турчаниновский вид *Phlojodicarpus villosus* (Turcz. ex Fisch. et Mey.) Turcz. Строение плодов растений, собранных в верховьях Уш-Кунгея (рис. 5), вполне соответствует описанию плодов *Phlojodicarpus villosus* (Тамамшян, 1951), в то время как *Pachypleurum alpinum* имеет плоды совершенно другого строения (Пименов, Сдобнина, 1973).

Мы рассматриваем *Libanotis* в составе рода *Seseli* как отдельную секцию. Она представлена в Казахстане лишь тремя видами. Остальные причисляемые к *Libanotis* виды оказываются, подобно рассмотренным в этой статье видам, либо относящимися к другим секциям рода *Seseli*, либо подлежат переносу в другие роды или выделению в самостоятельные новые таксоны родового ранга.

ЛИТЕРАТУРА

Байтенов М. С. (1968). Новый вид флоры Казахстана и его происхождение. Вестн. АН КазССР, 7. — Байтенов М. С. (1972). *Umbelliferae*. В кн.: *Иллюстрированный определитель растений Казахстана*, 2. — Коровин Е. П. (1924). Новые виды зонтичных из Туркестана. *Umbellifera turkestanicae novae*. Бот. мат. герб. Главн. бот. сада, 5, 6. — Коровин Е. П. (1959). — *Umbelliferae*. Флора Узбекистана, 4. — Коровин Е. П. (1962). Новые виды и роды из семейства зонтичных флоры Казахстана. Тр. Инст. бот. АН КазССР, 13. — Коровин Е. П. (1963). *Umbelliferae*. Флора Казахстана, 6. — Пименов М. Г., Л. И. Сдобнина. (1973). О систематическом положении *Pachypleurum mucronatum* (Schrenk) Schischk. Бюлл. МОИП, отд. биол. 78, 4 — Тамамшян С. Г. (1951). Критические заметки о родах *Phlojodicarpus* Turcz. и *Stenocoelium* Ledeb. Бот. мат. герб. Бот. инст. АН СССР, 14. — Шишкин Б. К. (1950). *Umbelliferae*. Флора СССР, 16.

Всесоюзный научно-исследовательский
институт лекарственных растений (ВИЛР),
Московская обл.

(Получено 5 III 1973).

УДК 581.9 (597.1) : 582.892

И. В. Грушвицкий и Н. Т. Скворцова

НОВЫЙ ДЛЯ ФЛОРЫ СЕВЕРНОГО ВЬЕТНАМА РОД *SCHEFFLEROPSIS* RIDL. — ПРЕДСТАВИТЕЛЬ ДРЕВНЕЙШЕЙ ТРИБЫ СЕМ. *ARALIACEAE*

I. V. GRUSHVITZKY AND N. T. SKVORTSOVA. *SCHEFFLEROPSIS* RIDL. — THE NEW GENUS FOR THE NORTH VIETNAM FLORA AND REPRESENTATIVE OF THE OLDEST TRIBE OF *ARALIACEAE*

Сообщается о нахождении нового для флоры ДРВ рода *Schefflеropsis* Ridl. из древнейшей трибы сем. *Araliaceae* — *Plerandreae* С. В. Clarke; описывается новый вид *Sch. hemiepiphytica* Grushv. et N. Skvorts. Произведен критический пересмотр состава этого эндемичного для Индокитая олиготипного рода. Показана необоснованность проявившейся в последние годы тенденции к лишению *Schefflеropsis* родовой самостоятельности и включению его в состав рода *Schefflera* Forst. et Forst. f. (триба *Scheffleraeae*).

Виды рода *Schefflеropsis* отнесены к двум впервые описываемым секциям. Показана близость рода к древнейшему таксону из аралиевых монотипному роду *Tupidanthus* и к роду *Plerandra*; последний представляет переходное звено к роду *Schefflera*. Полученные данные свидетельствуют о значительно большей древности сем. *Araliaceae*, чем это мыслилось до сих пор, и дают новый материал для интерпретации Юго-Восточной Азии как части вероятного древнего центра происхождения этого семейства.

Несмотря на многолетние и плодотворные усилия французских ботаников, а в последнее время молодых вьетнамских специалистов по изучению флоры Вьетнама, выявление ее действительного состава остается еще далеко не завершенным. Это видно, в частности, по некоторым итогам проводимой авторами работы по систематическому изучению аралиевых Демократической Республики Вьетнам. Так, обширный тропический род *Schefflera* Forst. et Forst. f. во «Флоре Индокитая» в обработке Вигье (Viguier, 1923) был представлен для этой части полуострова всего 11 видами. По итогам же нашей обработки, в ДРВ произрастает более 30 видов этого рода (Grushvitzky et Skvortsova, 1969; Грушвицкий и Скворцова, 1972, и др.). Род *Aralia* L., представленный у Вигье двумя, а в последующей (также на базе сборов французских коллекторов) обработке Буй Нгок Сань (Bui, 1964) — семью видами, в действительности оказался содержащим 16 таксонов — 12 видов и 4 разновидности (Ха Тхи Зунг, 1972) и т. д.

Новые для флоры Северного Вьетнама виды оказываются или ранее известными из соседних стран (особенно из Китая), или во многих случаях видами, новыми и для науки. К числу последних относится и недавняя особенно интересная находка **Schefflerорsis hemiepiphytica** Grushv. et N. Skvorts. sp. nov. — не только новый вид, но и новый род флоры ДРВ.

Это растение, типичный полуэпифит с укореняющимися в почве воздушными корнями, было обнаружено участниками советско-вьетнамской ботанической экспедиции (И. В. Грушвицкий, Н. Н. Арнаутов, Фам Ван Нгуен, Фак Ке Лок, Ха Тхи Зунг, Май Нги, Со Ва Ни) 22 XII 1969 в районе Тули на севере провинции Хоабинь (к западу от Ханоя) при восхождении на известковую гору Мэн, сперва на ее гребне (около 700 м над ур. м.), затем — более хороший, плодоносящий экземпляр, на ее склоне, в девственном горном тропическом лесу на высоте около 300 м над ур. м. Деревом-хозяином последнего была могучая энгельгардтия (*Engelhardtia* sp., сем. *Juglandaceae*), в кроне которой полуэпифит поднялся до 20 м над почвой.

В ходе камеральной обработки собранного материала с привлечением для идентификации гербарных, в том числе типовых, образцов из гербария Кью (Лондон) была установлена принадлежность найденного растения к олиготипному роду *Schefflerорsis* Ridl., виды которого распространены на юге Индокитая: в Малайе, на юге Таиланда и в Камбодже.

История открытия и дальнейшего изучения видов рода *Schefflerорsis* несложна. Описание рода его автор Ридли дает во «Флоре Малайского полуострова» (Ridley, 1922), хотя единственный в то время известный вид *Schefflerорsis* был описан тем же автором на 5 лет ранее под именем *Schefflera polyandra* Ridl. (Ridley, 1917).[1] Выделяя и описывая новый род в 1922 г., Ридли подчеркнул его большую близость к роду *Schefflera*. Надо заметить, что указывая на близость этого первого представителя нового рода к роду *Schefflera*, Ридли был более прав, чем предполагал сам. Род *Schefflerорsis*, отмечает он, «отличается (от рода *Schefflera*, — *И. Г.* и *Н. С.*) пильчатыми листочками, многочисленными тычинками и 8-гнездной завязью» (Ridley, 1922: 888). В описании вида для его цветка указано наличие 14—16 тычинок, откуда и видовой эпитет «polyandra». Однако в действительности, как показала наша проверка, для цветков *Schefflerорsis polyandra* характерно не много, а всего 8 тычинок с крупными пыльниками. Ридли принял 8 пыльников, заполняющих «чашу» калиптровидного венчика за 16. В действительности их столько же, сколько гнезд завязи и (также по нашим наблюдениям) лепестков в калиптре. Одинаковое число элементов в кругах цветка как раз и характерно для рода *Schefflera* и всей трибы *Scheffiereae*, в отличие от трибы *Plerandreae*, которой свойственно «тычинок больше, чем лепестков (100—20, реже 10)» (Hutchinson, 1967 : 55). И тем не менее таксономическое решение Ридли оказалось правильным. Это показало описание еще одного вида рода *Scheffleropsis*, осуществленное спустя 8 лет Крейбом (Craib, 1930). Новый вид, на этот раз из Таиланда, *Schefflerops subintegra* Craib, при большом габитуальном сходстве с. *Sch. polyandra* имел цветки, по Крейбу, с 15-гнездной завязью и 20 тычинками. В последующей работе того же автора (Craib, 1931) давалось описание, также таиландского, третьего таксона из этого рода — *Sch. subintegra* var. *angkae* Craib «с 18-гнездной завязью» у цветков. При сравнении калиптровидного венчика из 8 сросшихся лепестков (установлено нами) эти таксоны несомненно являются представителями трибы *Plerandreae*.

---

[1] С этой работой, отсутствующей в наших библиотеках, мы познакомились благодаря любезности проф. Айда (Dr. R. H. Eyde, Washington), за что выражаем ему сердечную благодарность.

Никаких других работ в отношении видов рода и рода в целом опубликовано не было. Более того, род *Schefflerops* с полным правом можно считать родом незаслуженно забытым. Его нет в монографических обработках Симана (Seemann, 1864, 1868), Гармса (Harms, 1894) и Вигье (Viguier, 1906), поскольку род был описан намного позднее, но также и в обработке Вигье (Viguier, 1923) для «Флоры Индокитая» Леконта, появившейся почти одновременно с первоописанием рода. На существование этого интересного рода не обратил внимания и Ли (Li, 1942), приводящий в своей монографии в эволюционной схеме наряду с *Tupidanthus* в качестве связующего звена между ним и родом *Schefflera*, лишь тихоокеанский род *Plerandra*. *Schefflerops* пропущен в известной библиографии Мерилла и Валькера (Merrill a. Walker, 1938). В сводке Виллиса (Willis, 1966) этому роду приписывается только 8-гнездная завязь, как раз наименее типичная для *Schefflerops* и имеющая место только у одного вида — *Sch. polyandra*, открытого первым. Очевидно, только этот вид был принят во внимание также и Хатчинсоном (Hutchinson, 1967) включившим *Schefflerops* в состав рода *Schefflera* и приводящим его название как синоним.

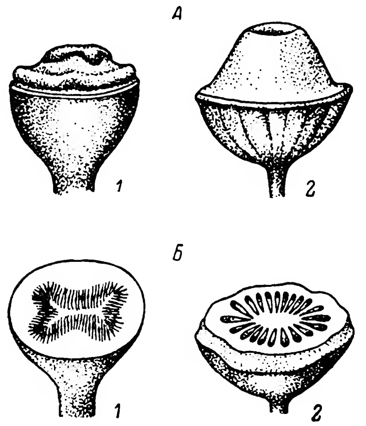


Рис. 1. Схематические изображения плода *Tupidanthus calyptratus* Hook. et Thoms.

1 — в работе Гармса (Harms, 1894, f. 4: E и F), *T. calyptratus* (Индия); 2 — в работе Вигье (Viguier, 1923, f. 139 : 1—3) в действительности это *Schefflerops* sp. (Индокитай); А — общий вид; Б — плод на поперечном разрезе

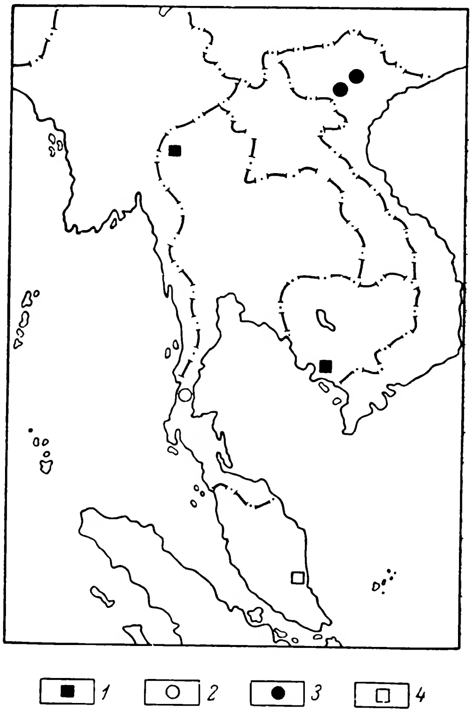


Рис. 2. Места находок видов *Schefflerops* Ridl.

1 — *Sch. angkae* (Craib) Grushv. et N. Skvorts.; 2 — *Sch. subintegra* Craib; 3 — *Sch. hemiepiphytica* Grushv. et N. Skvorts.; 4 — *Sch. polyandra* Ridl.

Отсутствует и иконография по видам рода. Единственное известное нам изображение зонтика с плодами и отдельно плодов на поперечном и продольном разрезах, как мы установили, относящееся к камбоджийскому образцу *Scheffleropsis angkae*, в обработке Вигье во «Флоре Индокитая» (Viguier, 1923, f. 139 : 1—3) помещено с подписью *Tupidanthus calyptratus* Hook. f. et Thoms. При этом естественно обнаруживается резкое несоответствие между описанием и рисунком: в описании указано число гнезд завязи до 100, что действительно характерно для этого монотипного рода (рис. 1, *1*),[1] а на рисунке у Вигье (поперечный разрез завязи) отчетливо видно 21 гнездо, в действительности это *Scheffleropsis* sp. (рис. 1, *2*); в описании поверхность колонки с рыльцами характеризуется Вигье как имеющая волнистую форму (характерно для *Tupidanthus*; см. Seemann, 1864 : 240), на рисунке Вигье она ровная, продолговато-эллиптическая, как у видов *Scheffleropsis*.

Все вышеизложенное, а также наличие в наших руках исчерпывающего материала по интересному и малоизвестному роду *Scheffleropsis*, а также собственные наблюдения над новым его видом в природных условиях, побудило нас к попытке общего критического, систематического обзора рода в целом.

Род *Scheffleropsis* Ridl. 1922, Fl. Malay Penins., 1 : 888; emend. Grushv. et N. Skvorts.; Craib, 1930, Bull. miscell. inform., 9 : 425—426; id., 1931, Fl. Siam. enum., 1 : 804—805. — *Schefflera* Forst. et Forst. f., Ridley, 1917, J. Roy. As. Soc., Str. Br., 75 : 37; Hutchinson, 1967; Gen. fl. pl., 2 : 69 (pro parte, as to the type *Scheffleropsis polyandra* Ridl.); Frodin in Eyde et Tseng., 1971, Arn. Arb. 52, 2 : 218.

Typus generis: *Sch. polyandra* Ridl.

Кустарники или древовидные полуэпифиты. Листья пальчатосложные, с числом листочков от 5 до 12. Прилистники латерально-аксиллярные, сросшиеся в верхней части в язычок. Листочки кожистые, цельнокрайние или пильчатые. Соцветие — боковая рыхлая метелка из малоцветковых зонтиков. Чашечка усеченная (воланчатая). Лепестков 8, чаще всего сросшихся в опадающую калиптру. Тычинки многочисленные, от 8 до 28, расположенные в один круг, после опадения у большинства видов оставляющие по краю диска отчетливые рубцы. Завязь содержит от 8 до 23 гнезд. Рыльца низбегающие, сидячие на конусовидном стилоподии или на коротких стилодиях. Плод — почти шаровидная многогнездная костянка.

4 вида, распространенные в Индокитае (Малайя, Таиланд, Камбоджа, Вьетнам) (рис. 2).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *SCHEFFLEROPSIS* RIDL.

1. Листочки с пильчатым краем. Лепестки венчика, тычинки и плодолистики в одинаковом числе (по 8) . . . . (sect. 2. *Scheffleropsis*) 4. *Sch. polyandra* Ridl.

+ Листочки цельнокрайние. Тычинок и плодолистиков больше, чем лепестков . . . . (sect. 1. *Integrifoliae* Grushv. et N. Skvorts.). . .2.

2. Рыльца на верхушке конусовидной колонки низбегающие, неворсистые. Брактеи опадающие. Кустарники или деревца с относительно мелкими листьями . . . . 3.

+ Рыльца на верхушке конусовидной колонки на коротких стилодиях, воронковидные, по краю ворсистые. Брактеи деревянистые, остающиеся. Полуэпифит с очень крупными листьями . . . . 3. *Sch. hemiepiphytica* Grushv. et N. Skvorts.

3. Тычинок 23—28, гнезд завязи 20—23. Верхушка колонки с рыльцами в плане продолговато-эллиптическая до овальной. . . . . 1. *Sch. angkae* (Craib) Grushv. et N. Skvorts.

+ Тычинок 16—22, гнезд завязи 14—20. Верхушка колонки с рыльцами в плане округлая . . . . 2. *Sch. subintegra* Craib

Sect. 1. **Integrifoliae** Grushv. et N. Skvorts. sect. nov. — Foliola integerrima, ligula in axilla folii cupuliformi. Stamina et carpella quam petala multo numerosiera. Filamenta trifasciculata.

Typus: *Sch. subintegra* Craib.

---

[1] Рисунки 1—3 и 5 выполнены О. П. Фетисенко.

Листочки цельнокрайние, язычок в пазухе листа чашевидный. Тычинок и плодолистиков значительно больше, чем лепестков. Тычиночные нити с 3 проводящими пучками.

Тип: *Sch. subintegra* Craib.

1. **Schefflerópsis angkae** (Craib) Grushv. et N. Skvorts. stat. nov. — *Schefflerópsis subintegra* Craib var. *angkae* Craib 1931, Fl. Siam. enumer., 1 : 805.

Маленькое дерево около 6 м выс. (по этикетке Kerr). Листья из 8 листочков, на коротких (3—4 см дл.) черешочках, листочки продолговато-обратнояйцевидные, 14—17 см дл. и 5—7 см шир., верхушка внезапно тупо заостренная, основание от округленно-клиновидного до округленного, боковых жилок 12—13 пар; язычок из сросшихся прилистников, отстоящий, сверху тупотреугольный, около 5 мм дл. Соцветие голое из малоцветковых (7—9 цветков) зонтиков. Цветки неизвестны. Плодоножки до 1 см дл. Плоды относительно (сравнительно с другими видами рода) мелкие, до 0.7 см в диам. Тычинок (по характерным округлым рубцам) (23) 24—26 (27), тычиночные нити более или менее плоские, книзу расширенные и у места прикрепления снова суженные, 2 мм дл. Гнезд завязи 20—23; рыльца в том же числе, сидячие, низбегающие, стилоподий с боков сильно сжатый, его верхушка в плане продолговато-эллиптическая.

Тип: Tailand, Payap, Doi Angka, c. 700 m, small tree about 6 m hight; stream in open evergreen forest, 4 V 1921, № 5348, Kerr (K!).

Экземпляр из Камбоджи (prov. Spong. mont. Knang-tapaen[1]). Arbuscula 3—6 m, crescit, V 1870, № 957, Pierre (K!), как мы установили, занимает промежуточное положение между *Schefflerópsis angkae* и *Sch. subintegra*. По числу тычинок (28), числу гнезд завязи (23 и 24?) и продолговато-эллиптической в плане верхушке стилоподия мы относим его к *Sch. angkae*.

2. *Sch. subintegra* Craib, 1930, in Bull. of Misc. Inf. Roy. Bot. Gard. Kew., 9 : 425.

Ввиду неполноты первоначальной характеристики данного таксона в описании Крейба ниже приводим более полное его описание на основании сравнительного изучения.

Кустарник или деревцо около 7 м выс. Листья из 8—9 листочков на длинных черешочках от 3 до 5.7 см дл., листочки продолговато-обратнояйцевидные, 10—14 см дл., 5—7 см шир. (в первоописании соответственно 7.5 и 3.5 см), верхушка внезапно тупо заостренная, основание широко-клиновидное, боковых жилок 10—11 пар (7—9 по Крейбу), язычок отстоящий, с почти ровным, очень слабо закругленновыемчатым сверху краем, 2—3 мм дл. Соцветие —некрупная метелка, на каждой ветви 6—7 6-цветковых зонтиков, 3—3.5 см в диам. Брактеи рано опадающие. Ножки зонтиков и цветоножки местами покрыты мелкими звездчатыми волосками или почти голые; редкие мелкие звездчатые волоски главным образом на ветвях соцветия в углублениях-бороздках. Цветки довольно крупные, около 6 мм в диам., тычинок 16—22 (20! по Крейбу), тычиночная нить плоская, около 1.5 мм дл., пыльники от продолговато-эллиптических до продолговато-яйцевидных, около 3 мм дл. Гнезд завязи 14—20 (15 по Крейбу), рыльца в том же числе, сидячие, низбегающие, стилоподий с боков слегка сжатый, его верхушка в плане округлая. Плод неизвестен.

Тип: Tailand, Trang, Kao Sung, 800 m, small tree (7 m high) evergreen forest, 16 IV 1928, № 15 231, kerr (K!).

3. **Sch. hemiepiphytica** Grushv. et N. Skvorts. sp. nov. — Planta hemiepiphytica. Folia (7) 9—10 (12) foliolata, ad 90 cm longa (petiolo incluso), petiolulis in eodem folio 2.5—8 cm longo, foliolis ab ellipticis ad obovata, 13.5—28.5 cm longis, 4.5—12.5 cm latis, apice subito acuminato, acumine ca 1.5 cm longo, basi late cuneata, nervis lateralibus (9) 11—13 (16)-jugis, ligula patentissima, late triangulari, apice bidentata, longa, ad 10 mm longa. Gemmae floriferae maximae, ad 4 cm longae, ovatae, squamis lignescentibus

---

[1] Современное обозначение — пров. Кахконг, г. Кнангтрапханг.

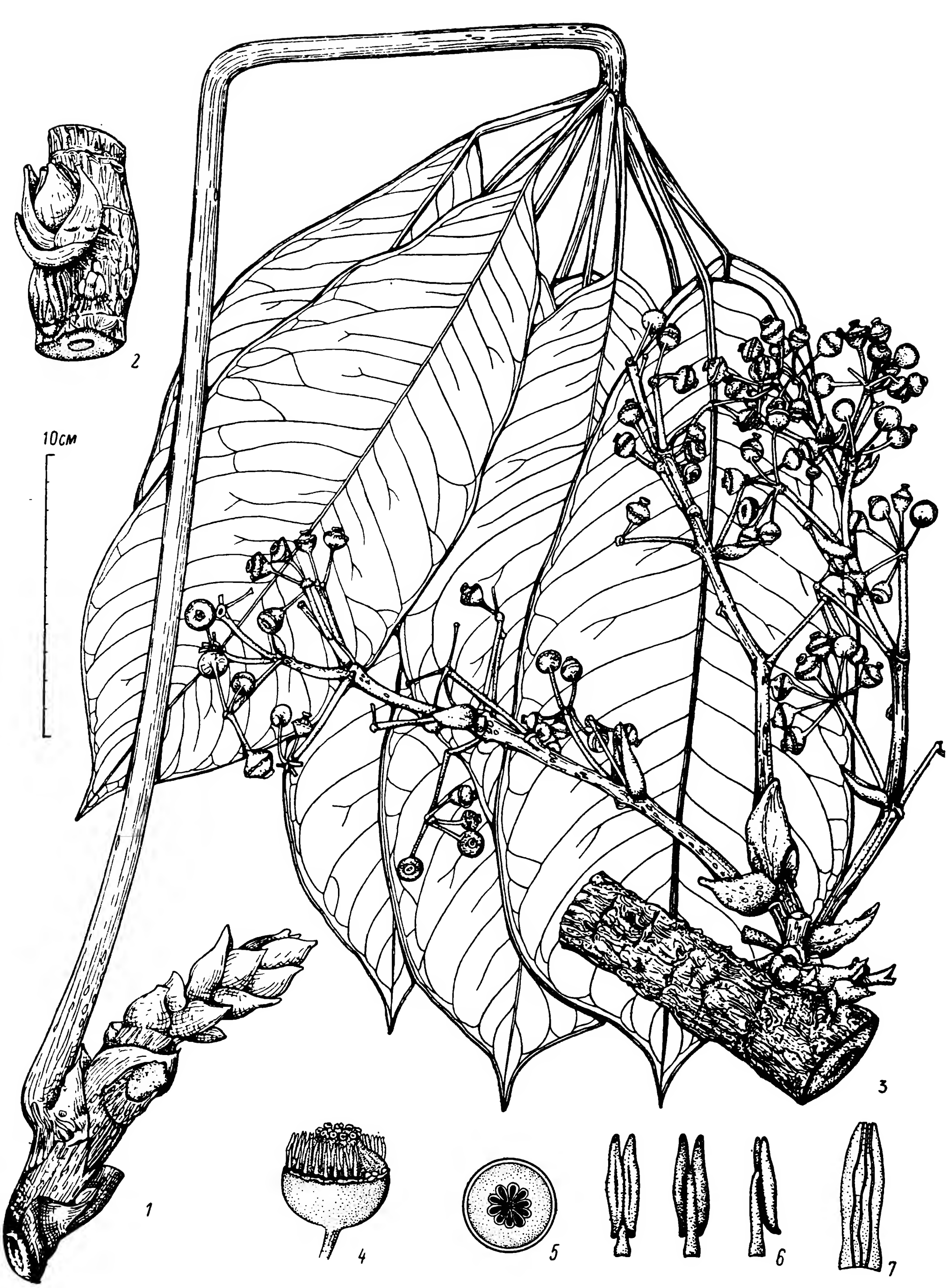


Рис. 3. *Scheffleropsis hemiepiphytica* Grushv. et N. Skvorts.

1 — олиственная ветвь; *2* — участок стебля с цветочной почкой; *3* — то же, с развитым боковым соцветием; *4* — цветок (андроцей частично реконструирован, увел. 2); *5* — поперечный разрез плода, увел. 2; *6* — тычинки, увел, 5; *7* — тычиночная нить с 3 проводящими пучками (по просветленному препарату) dein in bracteas transformatis, basi ramorum inflorescentiae diu persistentibus. Inflorescentia paniculata laxa lateralis axi generali brevi, ramis paucis (4—6) divaricatis, 25—30 cm longis, umbellas paucifloras (5—12 floris) 16—18, 4.5—5 cm in diam. gerentibus. Flores ignoti. Pedicelli fructiferi 1—1.5 cm longi. Fructus globosus, 1.1 cm in diam. Stamina (secundum cicatrices margine disci dispositas) (19) 20—21 (22), filamentis taeniiformibus, basi spathulato-dilatatis, 2 mm longis. Antherae oblongo—ellipticae, 2.5 mm longae. Ovarium (8)10—11(13) loculare, stigmatibus tot quot loculi, in stylodiis brevibus (0.5 mm longis) siti, infundibuliformes, margine villosi, apice columellae a superiore viso rotundo ad ovalem. (Fig. 3).

Typus: Viet-Nam borealis, prov. Hoa Binh, reg. Tuly, mont. Mieng, 300 m, planta hemiepiphytica, 22 XII 1969, № 178, I. V. Grushvitzky, N. N. Arnautov, Pham Van Nguyen, Ha Thi Dung, Phan Ke Lok, Mai Nghi, So Va Ni.

Полуэпифит. Листья из (7) 9—10(12) листочков, до 90 см дл. вместе с черешком; черешочки в пределах одного листа от 2.5 до 8 см дл., листочки от эллиптических до обратнояйцевидных, 13.5—28.5 см дл. и 4.5—12.5 см шир., верхушка внезапно заостренная, острие около 1.5 см, основание ширококлиновидное, боковых жилок (9) 11—13 (16) пар, язычок далеко отстоящий, широкотреугольный, с 2 зубцами на верхушке, длинный, до 10 мм дл. Цветочные почки очень крупные, до 4 см дл., яйцевидной формы, с деревянистыми чешуями-брактеями будущего соцветия, долго сохраняющимися в основании его ветвей. Соцветие — рыхлая боковая метелка с короткой главной осью и немногочисленными (4—6) растопыренными ветвями 25—30 см дл., на каждой ветви по 16—18 малоцветковых (5—12 цветков) зонтиков, 4.5—5 см в диам. Цветки неизвестны. Плодоножки 1—1.5 см дл. Плод шаровидный, 1.1 см в диам. Тычинок (по рубцам по краю диска) (19) 20—21 (22), тычиночные нити лентовидные, книзу лопатовидно расширенные, 2 мм дл., пыльники продолговато-эллиптические, 2.5 мм дл. Гнезд завязи (8)10—11(13), рыльца в том же числе, на коротких (0.5 мм дл.) стилодиях, воронковидные, по краю ворсистые, верхушка колонки в плане от округлой до овальной (рис. 3).

Тип: Сев. Вьетнам, пров. Хоабинь, район Тули, гора Мэн, 300 м над ур. м., полуэпифит, в девственном тропическом лесу, 22 XII 1969, № 178, И. В. Грушвицкий, Н. Н. Арнаутов, Фам Ван Нгуен, Фан Ке Лок, Ха Тхи Зунг, Май Нги, Со Ва Ни.

Паратипы (paratypi). Сев. Вьетнам: пров. Хоабинь, район Тули, гора Мэн, около 700 м над ур. м., полуэпифит, 22 XII 1969, № 175, И. В. Грушвицкий, Н. Н. Арнаутов, Фам Ван Нгуен, Фан Ке Лок, Ха Тхи Зунг, Май Нги, Со Ва Ни; пров. Хоабинь, на горном перевале близ Майтяу, эпифит в горном лесу на известковых скалах, 18 XII 1969, № 144, И. В. Грушвицкий, Н. Н. Арнаутов, Фам Ван Нгуен, Ха Тхи Зунг, Фан Ке Лок, Май Нги, Со Ва Ни; пров. Виньфу, гора Тамдао, в 1 км от пос. Тамдао, в придорожных зарослях, 950 м над ур. м., эпифит (вег.), 22 XII 1969, № 3, И. В. Грушвицкий, Н. Н. Арнаутов, Фам Ван Нгуен.

Sect. 2. **Schefflerópsis** Grushv. et N. Skvorts. sect. nov. — Foliola margine serrata, ligula in axilla folii sita, subulata, Petala, stamina ac carpella numero aequalia (octona). Filamenta unifasciculata.

Typus: *Sch. polyandra* Ridl.

Листочки с пильчатым краем, язычок в пазухе листа шиловидный. Лепестки венчика, тычинки и плодолистики в одинаковом числе (по 8). Тычиночные нити с 1 проводящим пучком.

4. *Sch. polyandra* Rild., 1922, Fl. Malay Penins. 1 : 888. — *Schefflera polyandra* Ridl., 1917, J. Roy. As. Soc., Str. Br., 75 : 37.

Первоначальная и оставшаяся единственной характеристика этого таксона, приведенная в 1917, а затем в 1922 г. Ридли, неполна и содержит ряд неточностей. В связи с этим ниже приводится более полное и уточненное описание данного вида.

Жизненная форма неизвестна. Листья из 5 листочков на длинных черешочках, от 2 до 5.5 см дл., листочки от обратноланцетных до продолговато-эллиптических, 11—15 см дл. и 3—4.5 см шир., верхушка заостренная, основание клиновидное, край редкопильчатый, боковых жилок 10—12 пар; язычок шиловидный, длинный, более 1.5 см дл. Соцветие — некрупная метелка (12.5 см дл., по Ридли), брактеи рано опадающие, ножки зонтиков 1—1.5 см дл., зонтики малоцветковые (из 4 или 5 цветков), 1.5 см в диам., цветоножки 0.5 см дл. Ножки зонтиков и цветоножки голые. Цветки более мелкие, чем у *Sch. subintegra*, около 4 мм в диам., тычинок 8, тычиночные нити цилиндрические, 2 мм дл., после отделения не оставляющие заметных рубцов, пыльники эллиптические, 2 мм дл. Гнезд завязи 8, рыльца в том же числе, сидячие, головчатые (округлой формы), без ворсинок по краю. Плод неизвестен.

Тип: Malaya, Perak, Gunong Keledang, hilltops, very rare, IX 1899, № 9673. Ridley (K!).

При наличии многих общих черт с другими видами рода данный вид отличается рядом особенностей, сближающих его с родом *Schefflera* Forst. et Forst. f. Это — одинаковое, небольшое и определенное (8) число частей в кругах цветка, отсутствие заметных рубцов на месте опавших тычиночных нитей, один проводящий пучок в последних, более мелкие размеры цветков, и т. д. Хотя просмотренный нами типовой экземпляр был в бутонах, отдельные из них показывали раскрывание и расхождение лепестков, а не опадение всего венчика в виде калиптры.

Все это позволяет рассматривать *Scheffleropsis polyandra*, а следовательно и всю секцию *Scheffleropsis*, как замечательный пример переходного звена между двумя родами (*Scheffleropsis* и *Schefflera*), а также между двумя трибами аралиевых (*Plerandreae* и *ScheffIereae*).

Приведенный обзор видов мало изученного рода *Scheffleropsis* позволяет затронуть некоторые интересные дискуссионные вопросы. Дискуссионным прежде всего является вопрос о родовой принадлежности охарактеризованных видов. Как мы уже отмечали, *Scheffleropsis* в последнее время разными авторами не признавался в качестве самостоятельного рода и включался в состав рода *Schefflera* (Hutchinson, 1967; Frodin in Eyde a. Tseng, 1971, Eyde a. Tseng, 1971). Айд и Тсенг (Eyde a. Tseng, 1971), например, в своей интересной филогенетической схеме относят этот род в состав одной из трех групп видов рода *Schefflera*, характеризующейся полимерными цветками — *Schefflera* (polymerous).

В действительности же род *Scheffleropsis* определенно является самостоятельным родом в составе древнейшей трибы *Plerandreae*, отличаясь от рода *Schefflera* и других родов трибы *Scheffiereae* целым комплексом архаичных признаков. Это — полимерность цветка и колеблющееся, неопределенное число частей андроцея и гинецея, наличие калиптровидного венчика, относительно архаичный тип тычинок и пестиков.

В работе Айда и Тсенга (Eyde a. Tseng, 1971) обстоятельно доказано, что полимерность в сем. *Araliaceae* является не вторично приобретенной, а примитивной чертой, свойственной, по Вигье (Viguier, 1906), с которым мы солидарны, только трибе *Plerandreae*. В отличие от рода *Schefflera*, со свойственным ему постоянством частей в кругах цветка, для видов *Scheffleropsis* (исключая *Sch. polyandra*) характерна неопределенность их числа с колебаниями в довольно значительных пределах. Так, для *Scheffleropsis hemiepiphytica*, по нашим подсчетам, тычинок было 19 у двух, 20 у четырех, 21 у четырех, 22 у двух и 23 у одного образца плодов (подсчет по рубцам отпавших тычинок); гнезд завязи было 8 у одного, 9 у двух, 10 у 15, 11 у 11, 12 у пяти и 13 у двух исследованных образцов плодов.

Айд и Тсенг относят калиптровидность венчика у *Tupidanthus calyptratus* наряду с принадлежностью его к такой специализированной жизненной форме, как лианы, к чертам эволюционной продвинутости. Однако едва ли случайно, что опадающий целиком калиптровидный венчик так характерен для древней трибы *Plerandreae* в целом, будучи диагностической чертой таких родов, как *Tupidanthus* Hook f. et Thoms., *Plerandra* A. Gray (у части видов), *Octotheca* R. Viguier, *Plerandropsis* R. Viguier, *Tetraplasandra* A. Gray (редко лепестки свободные), *Poekeliopanax* Harms и *Indokin-*

gia Hemsl. У представителей же других триб эта особенность, если и проявляется, то лишь у отдельных видов и чаще всего как своего рода аномалия (Елумеев, 1970; Ха Тхи Зунг, 1972, и др.). Поэтому можно предполагать, что в пределах сем. *Araliaceae* эта черта является чертой примитивной.

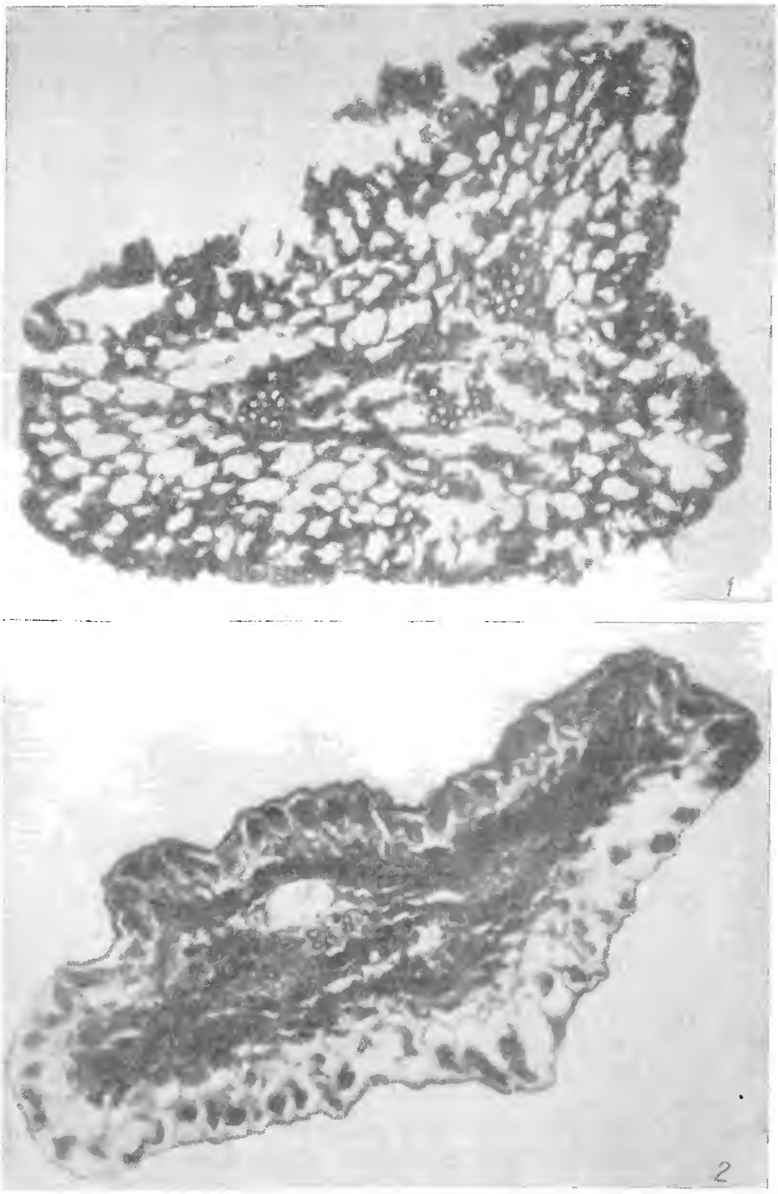


Рис. 4. Поперечный срез тычиночной нити *Scheffleropsis angkae* (Craib) Grushv. et N. Skvorts. (*1*) и *Sch. subintegra* Craib (2)

Некоторые черты архаизма свойственны и в целом довольно специализированным тычинкам представителей рода *Scheffleropsis*, как и всей трибы *Plerandreae*. Они имеют, как мы показали, короткие и плоские (лентовидные) тычиночные нити с 3 проводящими пучками (рис. 4). Последнее среди двудольных характерно для *Magnolia grandiflora* L. (Скворцова, 1958) и других представителей из надпорядка *Magnolianae* (Тахтаджян, 1964, 1966), а также, по последним данным (Dickison, 1970), для некоторых древних представителей надпорядка *Dillenianae*. Проведенное нами изучение тычиночных нитей у *Tupidanthus calyptratus* подтвердило наше предположение, что трехнервность свойственна тычиночным нитям также и этого представителя *Plerandreae*.

В отличие от видов рода *Schefflera* виды *Scheffleropsis* характеризуются также образованием четких рубцов по краю диска на месте опадающих тычинок. Эта особенность свойственна также видам рода *Plerandra*, что выявлено Смитом и Стоуном (Smith a. Stone, 1968), а также, по нашим наблюдениям, роду *Tupidanthus*.

Особый интерес представляет своеобразная структура рыльцевой поверхности на стилоподиях у видов *Scheffleropsis*. Среди них наблюдаются переходы от типичных низбегающих рылец (рыльцевые гребни) до воронковидных рылец на коротких стилодиях и даже до специализированных сидячих рылец, как у видов рода *Schefflera* из subsect. *Heptapleurum* Harms (рис. 5). Отсутствие стилодия и низбегающие рыльца, вытянутые в виде язычка вдоль сутуры (шва) плодолистика, являются характерной чертой примитивных *Magnoliophyta* (Тахтаджян, 1970 : 31). Примерно такой характер имеет рыльцевая поверхность у *Scheffleropsis angkae* и *Sch. subintegra*, характеризующихся также наибольшей степенью проявления полимерности цветка в изучаемом роде.

Вышеизложенное, очевидно, характеризует род *Scheffleropsis* наряду с монотипным родом *Tupidanthus* и всю трибу *Plerandreae* как весьма примитивную архаичную группу. Все сем. *Araliaceae* в связи с этим представляется значительно более древним в своем происхождении, чем это мыслилось до сих пор, и это вполне согласуется с недавним интересным предположением В. Н. Тихомирова (1972).

Коснемся в заключение вопроса о вероятных родственных связях *Scheffleropsis*. Несомненна его связь с древним монотипным родом *Tupidanthus*, с которым не случайно до последнего времени смешивали индокитайские образцы видов этого рода (Viguier, 1923). *Tupidanthus calyptratus* также лианоподобное (в зрелом возрасте) растение с листьями сходного строения (но с бо́льшим числом боковых жилок), боковым соцветием и деревянистыми цветочными почками.

Не менее близок *Scheffleropsis* к тихоокеанскому роду *Plerandra*, отличающемуся наличием 2 и более кругов тычинок. Заметим, что у одного вида — *P. bakeriana* A. C. Sm. — тычинки обычно расположены однорядно и по числу (15—20) также приближаются к характеру андроцея у *Scheffleropsis*.

С другой стороны, несомненны родственные связи *Scheffleropsis* с огромным пантропическим родом *Schefflera*, особенно с представителями его подсекции *Octophyllae* Harms и конкретно с изолированно стоящим в ней вьетнамским видом *Sch. tunkinensis* R. Viguier. Последний, невысокий кустарник крутых известковых склонов (Грушвицкий и Скворцова, 1969), по ряду особенностей представляет собою как бы миниатюрную копию *Scheffleropsis hemiepiphytica*. Та же структура листьев, те же боковые соцветия сходного строения, такие же деревянистые цветочные почки и т. д. В целом же, конечно, было не случайно, хотя и неправильно, отнесение рядом авторов рода *Scheffleropsis* в состав рода *Schefflera*. В этом отношении особенно интересна монотипная секция *Scheffleropsis*, представляющая замечательное переходное звено между двумя названными родами.

В свете изложенного можно критически подойти к эволюционной схеме Ли (1942), где *Schefflera* выводится от рода *Tupidanthus* через взятую в скобки (схема составлена только на материале китайских представителей семейства) *Plerandra*. Нам представляется более логичной линия от *Tupidanthus* к *Schefflera* именно через *Scheffleropsis*. Отметим, что Юго-Восточная Азия является не только областью распространения *Tupidanthus calyptratus* и видов рода *Scheffleropsis*, но и богатейшим и, очевидно, наиболее древним центром рода *Schefflera*. Род же *Plerandra*, как и другие тихоокеанские роды трибы *Plerandreae*, может представлять собою слепое ответвление от этой главной эволюционной линии и область островов Тихого океана мы можем рассматривать как вторичный центр развития *Plerandreae*.

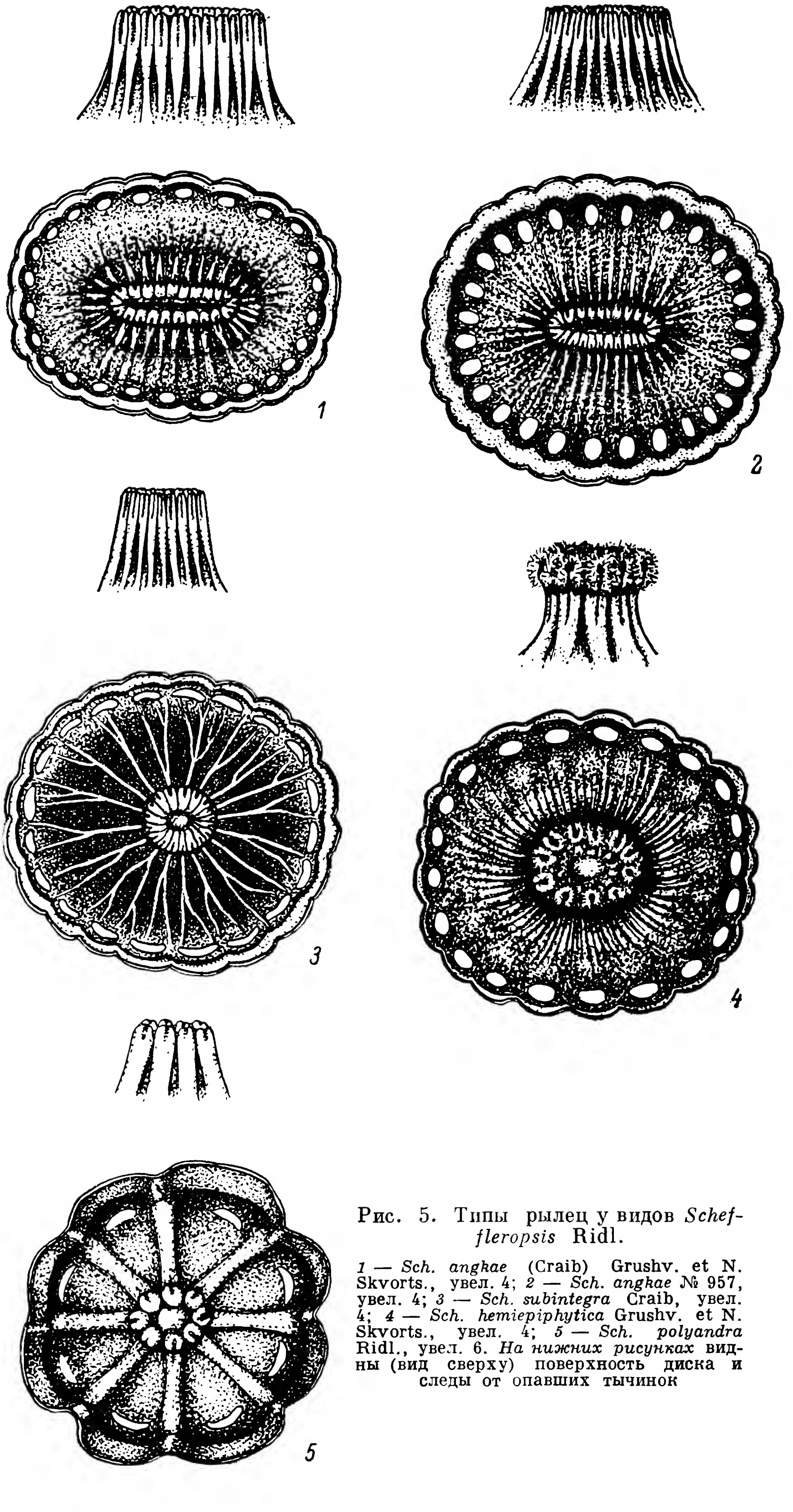


Рис. 5. Типы рылец у видов *Schefflеropsis* Ridl.

1 — *Sch. angkae* (Craib) Grushv. et N. Skvorts., увел. 4; *2* — *Sch. angkae* № 957, увел. 4; *3* — *Sch. subintegra* Craib, увел. 4; *4* — *Sch. hemiepiphytica* Grushv. et N. Skvorts., увел. 4; *5* — *Sch. polyandra* Ridl., увел. 6. *На нижних рисунках* видны (вид сверху) поверхность диска и следы от опавших тычинок

ЛИТЕРАТУРА

Грушвицкий И. В. и Н. Т. Скворцова. (1969). Об одном вьетнамском виде рода *Schefflera* Forst. et Forst. f. (*Araliaceae*). Новости сист. высш. раст., 6. — Грушвицкий И. В. и Н. Т. Скворцова. (1972). Новые и малоизвестные виды сем. *Araliaceae* из пров. Хоабинь Северного Вьетнама. Новости сист. высш. раст., 9. — Елумеев Э. А. (1970). Цветение и плодоношение свободноягодника (элеутерококка) колючего — *Eleutherococcus senticosus* (Rupr. et Maxim.) Maxim. Канд. дисс., БИН, Л. — Скворцова Н. Т. (1958). К анатомии цветка *Magnolia grandiflora* L. Бот. ж., 43, 3. — Тахтаджян А. Л. (1964). Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Тахтаджян А. Л. (1970). Происхождение и расселение цветковых растений. — Тихомиров В. Н. (1972). Об отражении некоторых особенностей эволюции покрытосеменных в филогенетической системе. Бюлл. МОИП, отд. биол., 77 (3). — Ха Тхи Зунг. (1972). Триба *Aralieae* Benth. во флоре Северного Вьетнама. Канд. дисс., БИН, Л. — Bui N. S. (1964). Materiaux pour la flore du Cambodge du Laos et du Viet-nam. Genre *Aralia* L. Adansonia, neuv. ser., 4, 3. — Craib W. G. (1930). Contributions to the flora of Siam. Add. 29. Bull. Misc. Inform. Roy. Bot. Garden Kew, 9. — Craib W. G. (1931). Florae siamensis enumeratio, 1, 4. — Dickison W. C. (1970). Comparative morphological studies in *Dilleniaceae*. VI. Stamens and young stem. J. Arn. Arb., 51, 3. — Eyde R. H. a. M. C. Tseng. (1971). What is the primitive floral structure of *Araliaceae*. J. Arn. Arb., 52, 2. — Grushvitzky I. V. et N. T. Skvortsova. (1969). Les espèces du genre *Schefflera* Forst. et Forst. f. (*Araliaceae*) en République Démocratique du Viêt-nam. Adansonia, ser. 2, 9, 3. — Harms H. (1894). *Araliaceae*. In: Engler—Prantl. Die natürlichen Pflanzenfam., 3, 8. — Hutchinson J. (1967). The genera of flowering plants (*Angiospermae*), 2. — Li H. L. (1942). The *Araliaceae* of China. Sargentia, 2. — Merrill E. D. a. E. H. Walker. (1938). A. bibliography of Eastern Asiatic Botany. Arn. Arb. Harvard Univ. Jamaica plain. — Ridley H. N. (1917). New and little-known Malayan plants. J. Roy. As. Soc. Str. Br., Calcutta, 75. — Ridley H. N. (1922). The Flora of the Malay peninsula, 1. — Seemann C. B. (1864). Revision of the natural Order *Hederaceae*. J. Bot. (London), 2. — Seemann C. B. (1868). Revision of the natural Order *Hederaceae*. J. Bot. (London), 6. — Smith C. A. a. B. Stone. (1968). Studies of pacific island plants, XIX. The Araliaceae of the New Hebrides, Fiji, Samoa, and Tonga. J. Arn. Arb., 49, 4. — Viguier R. (1906). Recherches anatomiques sur la classification des Araliacées. Ann. Sci. Nat., neuv. ser., Bot., 4. — Viguier R. (1923). *Araliaceae*. In Lecomte Fl. Gen. Indo-China, 2, 9. — Willis J. C. (1966). A dictionary of the flowering plants and ferns.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 20 I 1973).

УДК 581.48 : 582.572.2

Г. А. Комар

АРИЛЛОИДЫ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *SCILLA*

G. A. KOMAR. ARILLOIDS OF SOME *SCILLA* SPECIES

Установлено, что для семян 7 описываемых мезоморфных видов рода *Scilla* характерно наличие ариллоидов в виде разрастания наружного интегумента в области экзостома или рафе. Выделено 3 разновидности ариллоида у исследованных видов.

Выяснение морфологической природы различных образований на семени является одним из существенных условий установления филогенетических связей. Но, к сожалению, исследователи до сих пор путают ариллусы с ариллоидами, на что неоднократно обращал внимание известный морфолог ван дер Пейл (van der Pijl, 1957, 1969).

Ариллусы, по определению многих морфологов (более подробно см. Комар, 1965), — это выросты фуникулюса в области рубчика, облегающие семя целиком или частично и не срастающиеся с семенной кожурой. Закладываются они обычно до оплодотворения, но полного своего развития достигают после оплодотворения. Ариллоиды — это различного рода разрастания наружного интегумента, всегда развивающиеся после оплодотворения семяпочки. Для более конкретного обозначения разновидностей ариллуса и ариллоида часто употребляются термины строфиоль и карункула. Строфиоль — это разновидность ариллоида в виде разрастания наружного интегумента вдоль рафе. Карункула — это бо́льшей частью разрастание наружного интегумента в области микропиле, также разновидность ариллоида.

Наша задача — изучить строение и природу семенных выростов у представителей сем. *Liliaceae* и в частности, у видов *Scilla*.

Лилейные давно привлекали внимание исследователей вследствие большого морфологического разнообразия их и, в частности, из-за наличия самых разнообразных придатков завязи, семяпочки и семени. Так, в работе М. И. Савченко и Г. А. Комар (1965) подробно описываются семяпочки ряда представителей лилейных, отмечается наличие фуникулярных обтураторов. Нетолитцкий (Netolitzky, 1926) отмечает, что в сем. *Liliaceae* имеются ариллусные образования, происходящие от фуникулюса, и, кроме того, элайосомы [1] в виде разрастаний семенной оболочки. Это звучит очень неточно, так как элайосомы могут быть по своей морфологической природе как ариллусами, так и ариллоидами, а также и другими разрастаниями семенной оболочки.

Хубер (Huber, 1969) подразделяет элайосомы *Liliiflorae* на диффузные (у *Puschkinia*) и отграниченные. Отграниченные он в свою очередь подразделяет на 5 групп в зависимости от места их возникновения. В частности, элайосомы Scilleen (5 группа) он считает (исходя из Bresinsky, 1963) возникающими из наружного интегумента вблизи микропиле и даже из наружного эпидермиса (*Scilla bifolia*, *S. sibirica*). Интересна работа Шпета (Speta, 1971), который отмечает, что ткань элайосома *Scilla* полиплоидна, внешняя же ткань наружного интегумента *Scilla* диплоидна. Шпета не уточняет морфологическую природу элайосом *Scilla*.

Е. В. Мордак (1970) в обстоятельной работе о пролесках Советского Союза отмечает наличие ариллуса у видов из циклов *Bifoliae*, *Roseniae*, *Sibiricae*, но термин ариллус употребляется ею в широком смысле, т. е. включая ариллоиды. Мордак считает, что почти у всех видов названных циклов имеется строфиоль, и только у *S. mischtschenkoana* (=*S. tubergeniana*) имеется карункула (ссылка на Stearn, 1950). Однако ван дер Пейл называет сем. *Liliaceae* в ряду семейств, у которых обнаружены ариллоиды. В частности, у *Scilla bifolia*, по мнению ван дер Пейла, наблюдается типичная карункула, а не строфиоль. Таким образом, как видно из вышесказанного, природа семенных придатков видов *Scilla* не совсем ясна.

Мы исследовали 6 видов *Scilla*, собранных на горках Ботанического сада АН СССР в Ленинграде и на коллекционном участке благодаря любезности Мордак. Собирались цветки и плоды на разных стадиях развития. Приготовлялись постоянные препараты по общепринятой цитологической методике. Нами исследовались следующие виды: *Scilla sibirica* subsp. *sibirica*; *S. sibirica* subsp. *caucasica* (Miscz.) H. Mordak; *S. monanthos* C. Koch, *S. mischtschenkoana* Grossh. из Голландии, *S. tubergeniana* из Нахичеванской АССР (subsp. *S. diziensis*), *S. winogradowii* Sosn., *S. rosenii* C. Koch, *S. puschkinioides* Regel.[2]

Все исследованные семяпочки видов *Scilla* анатропные, двупокровные, крассинуцеллятивные, у каждой имеется небольшой фуникулярный обтуратор, появляющийся в период образования макроспороцита и состоящий из эпидермального ряда крупных овальных клеток с большими ядрами, окружающих более мелкие, плотно расположенные клетки. После оплодотворения обтуратор начинает разрушаться и к периоду образования многоядерного эндосперма уже мало заметен.

---

[1] Элайосомы, по Р. Е. Левиной (1957), — это особые придатки семян, плодов и других органов, богатые жирными маслами и привлекающие муравьев.

[2] Названия видов *Scilla* приводятся по Мордак (1971). Во «Флоре СССР» *Scilla caucasica* и *S. diziensis* трактуются как самостоятельные виды.

У всех исследованных видов *Scilla* обнаружены также ариллоиды, разрастания наружного интегумента в области экзостома или рафе. Ариллоиды начинают разрастаться во всех случаях после оплодотворения, примерно в период покоя зиготы, до деления первичного ядра эндосперма.

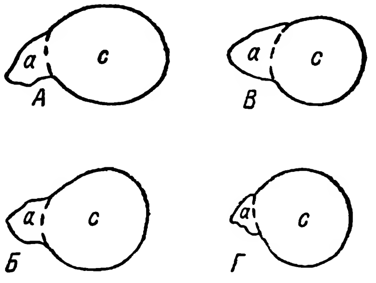


Рис. 1. Схемы общего вида семян *Scilla* с ариллоидами

А — *Scilla sibirica* subsp. *sibirica*; *Б* — *S. sibirica* subsp. *caucasica*; *В* — *S. rosenii*; *Г* — *S. monanthos*. *с* — семя; *а* — ариллоид

Развитие ариллоидов идет довольно медленно. Все исследованные виды *Scilla* по форме ариллоида можно разделить на 3 группы. К I группе можно отнести ариллоиды большинства исследованных видов: *Scilla sibirica*, *S. sibirica* subsp. *caucasica*, *S. monanthos*, *S. winogradowii*, *S. rosenii*. У семяпочек этих видов в период покоя зиготы можно наблюдать едва заметное утолщение (будущий ариллоид) над обтуратором и отдельные митозы в нем. Но к тому времени, когда эндосперм становится многоядерным и формируется зародыш, ариллоид уже хорошо заметен в виде округлого утолщения семяножки. В дальнейшем происходит разрастание всей области экзостома (части наружного интегумента, образующего микропиле). У сформированных семян ариллоид имеет вид немного косо срезанного пенька, нежного, полупрозрачного, белого цвета (рис. 1), на продольном срезе семени двухлопастного (рис. 2). Ариллоид образуется большей частью за счет растяжения клеток и частично за счет деления. Клетки эпидермиса ариллоида удлиненные, меньшего размера, чем остальные клетки, снабжены папиллами. Папиллы густо заполнены цитоплазмой, особенно у незрелых семян, что свидетельствует об их большой физиологической активности. Ариллоид состоит из довольно тесно (на ранних

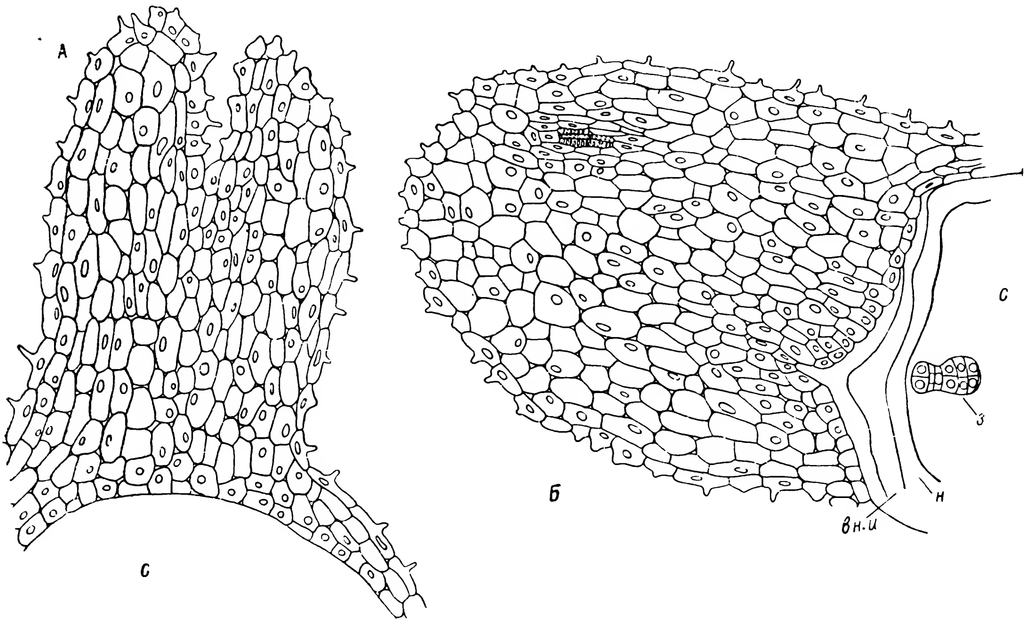


Рис. 2. Продольные срезы ариллоидов *Scilla*

А — *Scilla rosenii*; *Б* — *S. sibirica* subsp. *sibirica*. *с* — семя; *вн. и* — внутренний интегумент; *н* — остаток нуцеллуса; *з* — зародыш стадиях) расположенных овальных паренхимных клеток с маленькими вакуолями. К созреванию семени клетки ариллоида располагаются несколько более рыхло, в них образуются большие вакуоли, заполненные жидким клеточным соком. Оболочки клеток зрелого ариллоида нежные, тонкие, извилистые (чем достигается большая плотность их расположения), ядра деформированные, в цитоплазме рассеяны маленькие капли эфирных масел. Весь ариллоид покрыт тонким слоем кутикулы, у *Scilla sibirica* ариллоид несколько крупнее, чем у других исследованных видов этой группы и развивается он быстрее. Паренхимные клетки зрелых ариллоидов исследованных видов характеризуются наличием ядер с различным количеством ядрышек (2—4—6 и т. д.).

Ко II группе ариллоидов *Scilla* относятся элайосомы одного вида — *S. mischtschenkoana* (=*S. tubergeniana* из Голландии) и *S. mischtschenkoana* (=*S. diziensis* из Нах. АССР). Семена этого вида пролески снабжены белым кольцеобразным большим мясистым ариллоидом, образующимся вдоль рафе (рис. 3). У голландского экземпляра семена более крупные, а ариллоид несколько меньшего размера, чем у дикого представителя этого вида из Нах. АССР.

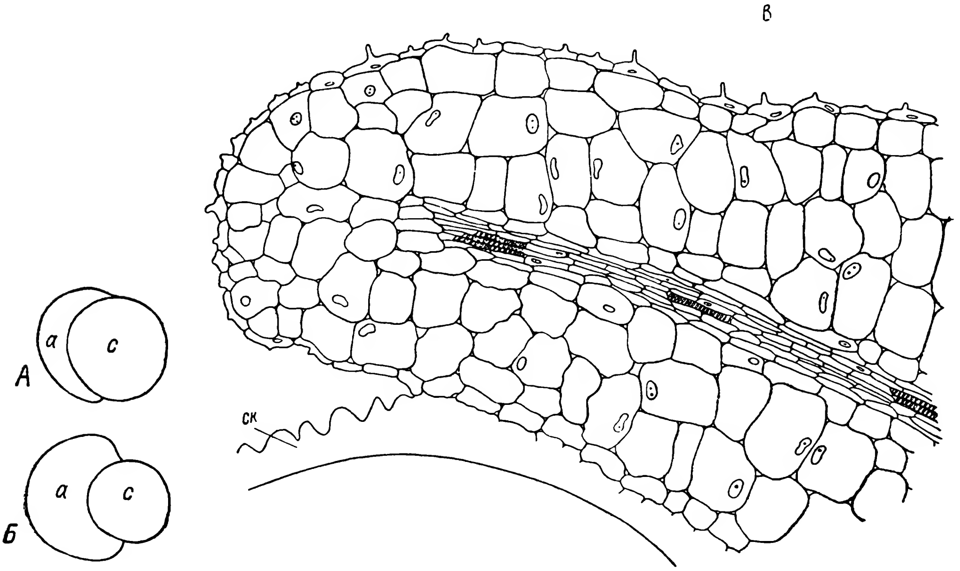


Рис. 3. Схемы общего вида семян *Scilla* с ариллоидами

А — *Scilla mischtschenkoana*=*S. tubergeniana*; Б — *S. mischtschenkoana*=*S. diziensis*; В — продольный срез ариллоида *S. mischtschenkoana*=*S. tubergeniana*. *а* — ариллоид; *с* — семя; *ск* — семенная кожура

Ариллоид зрелых семян *Scilla mischtschenkoana*, как и семян других исследованных видов *Scilla*, состоит из больших овальных паренхимных клеток с извилистыми оболочками, небольшими межклетниками, большими вакуолями и деформированными ядрами. У незрелых семян клетки ариллоида располагаются плотно, густо заполнены цитоплазмой, ядра большие с хорошо заметными ядрышками. Клетки эпидермиса ариллоида (рис. 3, *В*) имеют небольшой размер, вытянуты в длину и снабжены сосочками (папиллами), обычно густо заполненными цитоплазмой, особенно у ариллоидов зеленых семян. В цитоплазме клеток ариллоида рессеяны капельки эфирных масел. Через середину ариллоида проходит проводящий тяж, клетки, прилегающие к тяжу, сравнительно меньшего резмера. Весь ариллоид покрыт тонким слоем кутикулы. У зрелого семени оболочки клеток ариллоида тонкие, нежные, легко сминаются, разрываются и образуют полости.

Ариллоиды этих двух групп у зрелых семян пролески выделяются своим белым цветом по сравнению с темными семенами.

К ариллоидам III группы можно отнести ариллоиды *Scilla puschkinioides*. Ариллоид у них имеет вид валикообразного воротничка вокруг экзостома (рис. 4), т. е. разрастается наружный интегумент вокруг микропиле. Таким образом, мы здесь имеем дело с одной из разновидностей ариллоида, с карункулой. Она хорошо заметна у недозрелых семян, но у зрелых семян ее заметить трудно, так как она бывает окрашена в тот же цвет, что и семя. На стадии многоклеточного зародыша ариллоид уже почти сформирован, состоит из плотно расположенных крупных паренхимных клеток с большими ядрами. Размер клеток возрастает от края экзостома кнаружи, одновременно увеличивается и рыхлость их расположения. Эпидермальные клетки ариллоида и их ядра по своим размерам почти вдвое превосходят остальные его клетки и ядра. На этой стадии еще активно идут деления, заметны митозы, клетки ариллоида густо заполнены цитоплазмой, встречаются ядра с двумя ядрышками. В клетках, лежащих под ариллоидом, очень много рафид. Все это говорит о большой функциональной активности ариллоида. У зрелых семян размер клеток ариллоида сильно увеличивается, но межклетники остаются очень небольшими; стенки становятся извилистыми, в клетках появляются большие вакуоли; размер же ядер не увеличивается. Рафиды в основании ариллоида частично растворяются, и идиобласты обычно пустые. По-видимому, активная деятельность ариллоида затухает к моменту полного созревания семян.

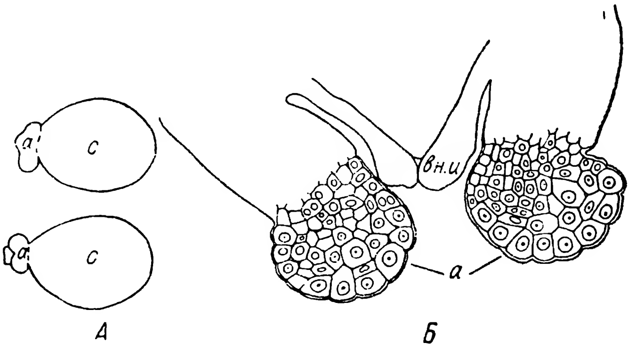


Рис. 4. Схемы общего вида семени *Scilla puschkinioides* с ариллоидом (*А*) и продольный срез ариллоида (*Б*).

с — семя; *а* — ариллоид; *вн. и* — внутренний интегумент

Таким образом, можно сделать предварительный вывод, что у *Scilla* имеется 3 разновидности ариллоидов. Первая разновидность — нетипичная карункула — разрастание области фуникулюса над обтуратором и противолежащего края наружного интегумента. Такая нетипичная карункула наблюдается у *Scilla sibirica* ssp. *sibirica* и ssp. *caucasica*, *S. monanthos*, *S. winogradowii*, *S. rosenii*. Вторая разновидность ариллоида — типичная строфиоль — разрастание наружного интегумента вдоль рафе — присуща *S. mischtschenkoana*. Стирн (Stearn, 1950) ошибочно называет ее карункулой. Третья разновидность ариллоида — разрастание края наружного интегумента в виде валика, по форме типичная карункула — наблюдается у *Scilla puschkinioides*; но в отличие от обычных типичных карункул она у зрелых семян бывает окрашена так же, как и семя.

Род *Scilla* насчитывает во всем мире около 100 видов (Melchior, 1964), но далеко не все виды характеризуются наличием ариллоидов. Есть группа ксероморфных видов, у которых эволюция семенного размножения не была связана с наличием ариллоида (секции *Barnardia*, *Prospero*) (Мордак, 1971). Исследуемые нами виды *Scilla*, имеющие семена с ариллоидами, принадлежат к группе мезоморфных крупноцветковых видов. Мордак предполагает, что в роде *Scilla S. mischtschenkoana* является более древним видом, а *S. sibirica* — сравнительно молодым. Исходя из этого, можно предположить, что в роде *Scilla* происходит редукция ариллоида. Более крупные семена *Scilla mischtschenkoana* с большим ариллоидом менее удобны для распространения насекомыми, чем семена *Scilla sibirica* или *S. rosenii* с небольшим ариллоидом.

ЛИТЕРАТУРА

Комар Г. А. (1965). Ариллусы, их природа, строение и функции. Бот. ж., 50, 5. — Левина Р. Е. (1957). Способы распространения плодов и семян. — Мордак Е. В. (1970). Пролески Советского Союза. I. Морфолого-анатомические признаки и их таксономическое значение. Бот. ж., 55, 9. — Мордак Е. В. (1971). Виды *Scilla* Советского Союза. II. Систематика и география. Бот. ж., 56, 10. — Савченко М. И. и Г. А. Комар. (1965). Морфология семяпочек однодольных. В сб.: Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. Bresinsky A. (1963). Bau, Entwicklungsgeschichte und Inhaltsstoffe der Elaiosomen. Bibliotheca Botanica, 126. — Huber H. (1969). Die Samenmerkmale und Verwandtschaftsverhältnisse der Liliifloren. Mitteilungen der Botanischen Staatsammlung, München, 8. — Melchior H. (1964). In: A. Engler's Syllabus der Planzenfamilien, II. — Netolitzky F. (1926). Anatomie der Angiospermen-Samen. — Pijl, L. van der. (1957). On the arilloids of *Nephelium*, *Euphorbia*, *Litchi* and the seeds of *Sapindaceae* in general. Acta bot. neerl., 6. — Pijl L. van der. (1969). Principles of dispersal in higher plants. — Speta F. (1971). Beitrag zur Systematik von *Scilla* L. subgen. *Scilla* (inklusive *Chionodoxa* Boiss.). Öster. Bot. Zeitschr., 119. — Stearn W. P. (1950). *Scilla tubergeniana*. Curtis' Botanic Magazine, I, CLXVII.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 2 III 1973).

УДК 581.4+581.1+581.19 : 582.893

А. М. Былова и Н. П. Грошева

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВОЗРАСТНЫХ СОСТОЯНИЙ У *LIBANOTIS INTERMEDIA* RUPR.

A. M. BYLOVA AND N. P. GROSHEVA. MORPHOLOGICAL AND PHYSIOLOGO-BIOCHEMICAL CHARACTERISTICS OF AGE STATES OF *LIBANOTIS INTERMEDIA* RUPR.

На лугах и степях европейской части СССР и в Сибири широко распространен порезник промежуточный *Libanotis intermedia* Rupr., нередко встречающийся обильно и сильно засоряющий луга.[1] Биология этого растения изучалась Т. А. Работновым (1949, 1960) на Дединовских лугах в пойме Оки. По его данным, порезник — монокарпическое растение с 6-, 10-, а иногда 18-летним жизненным циклом в луговых ценозах и нередко 2-летним в условиях питомника. Значительная часть особей имеет постгенеративную вегетацию продолжительностью до 6 лет. Работнов (1960) отмечает, что размеры и форма листьев порезника с увеличением возраста особи изменяются очень постепенно, поэтому нередко границу между ювенильными, прематурными и взрослыми особями можно провести лишь условно.[2] Однако, изучая большой жизненный цикл, состав популяции и некотрые физиолого-биохимические показатели у порезника, растущего на лугах в долине Истры в Московской области и в пойме Оки близ г. Таруса Калужской области, и учитывая при этом не только характер листьев, но и осевых органов, нам удалось по ряду морфологических и физиолого-биохимических особенностей довольно четко выделить возрастные состояния в онтогенезе порезника.

Пользуясь классификацией возрастных состояний Работнова (1950), мы выделяем у порезника следующие возрастные состояния или возрастные группы: 1) проростки, 2) ювенильные растения, 3) имматурные,

---

[1] В. Н. Тихомиров (1968) считает, что этот вид правильнее называть *Libanotis montana* Crantz.

[2] Прематурные особи, следуя А. А. Уранову (1960), в дальнейшем мы будем называть имматурными.

4) взрослые вегетативные, подразделяющиеся на подгруппы молодых, средневозрастных и находящихся в предгенеративном состоянии, 5) генеративные особи. Генеративный период при изучении физиологических показателей подразделялся нами на несколько фаз развития. В изученных популяциях мы не встретили растений, вегетирующих после цветения, поэтому это возрастное состояние нами не характеризуется.

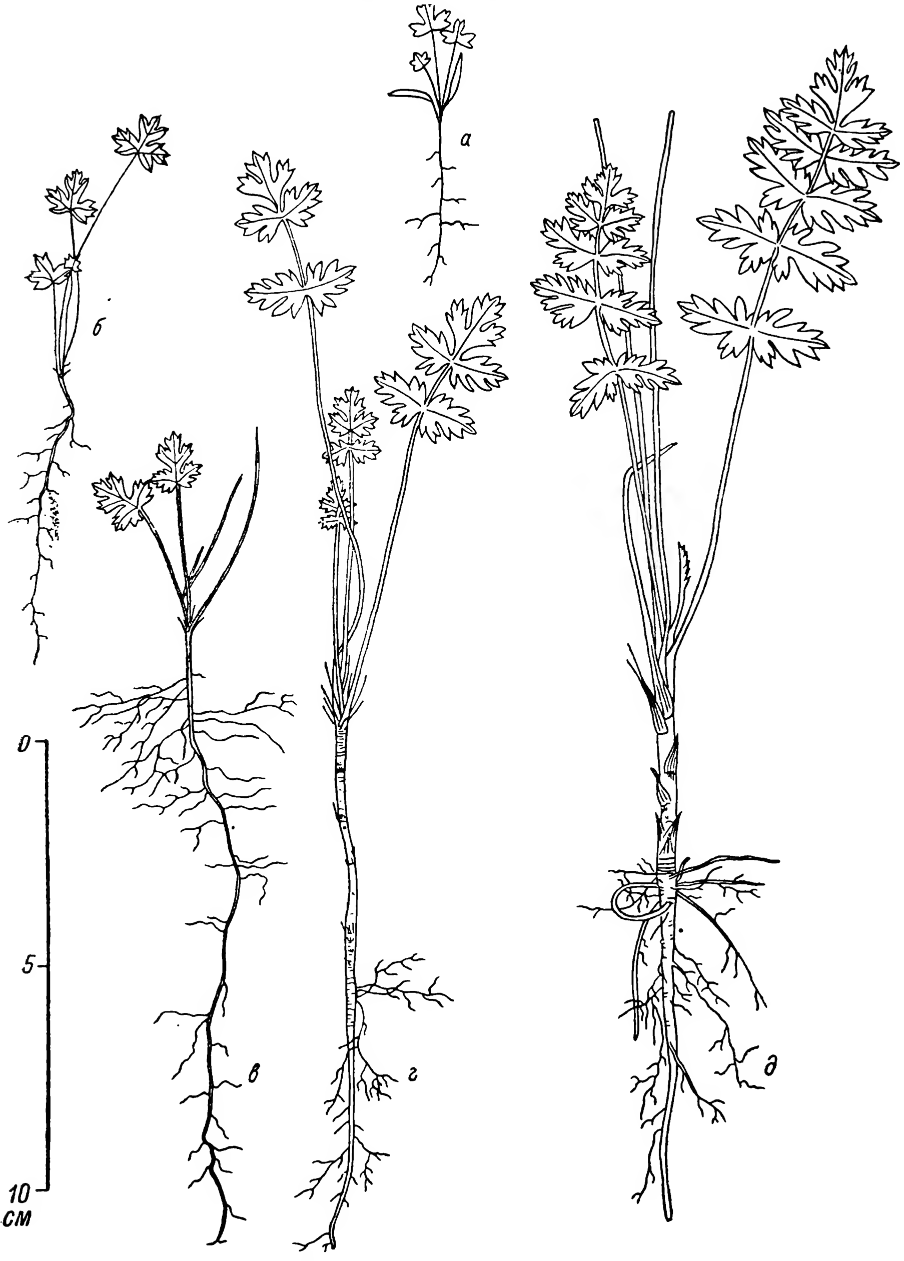


Рис. 1. Экземпляры *Libanotis intermedia* Rupr. различных возрастных групп

а — проросток; *б* — ювенильное растение первого года жизни; *в* — ювенильное растение второго года жизни; *г* — имматурное растение; *д* — взрослое вегетативное молодое растение

Прорастание семян порезника происходит как в конце лета и осенью без периода покоя, так и после зимнего периода покоя весной. Как и все зонтичные (Васильченко, 1941) порезник прорастает надземно. Семядоли ланцетные или продолговатые, с хорошо заметной жилкой, суживаются в черешок. Длина их 10—15 мм, ширина 1—2 мм. Гипокотиль 4—6 мм дл., а иногда и более короткий, незаметно переходит в главный корень. Из верхушечной почки развивается розеточный побег, имеющий 1—3 длинночерешковых листа с пластинкой 1—2 см дл. Листовая пластинка первых настоящих листьев трехлопастная или трехнадрезная с дву- или чаще

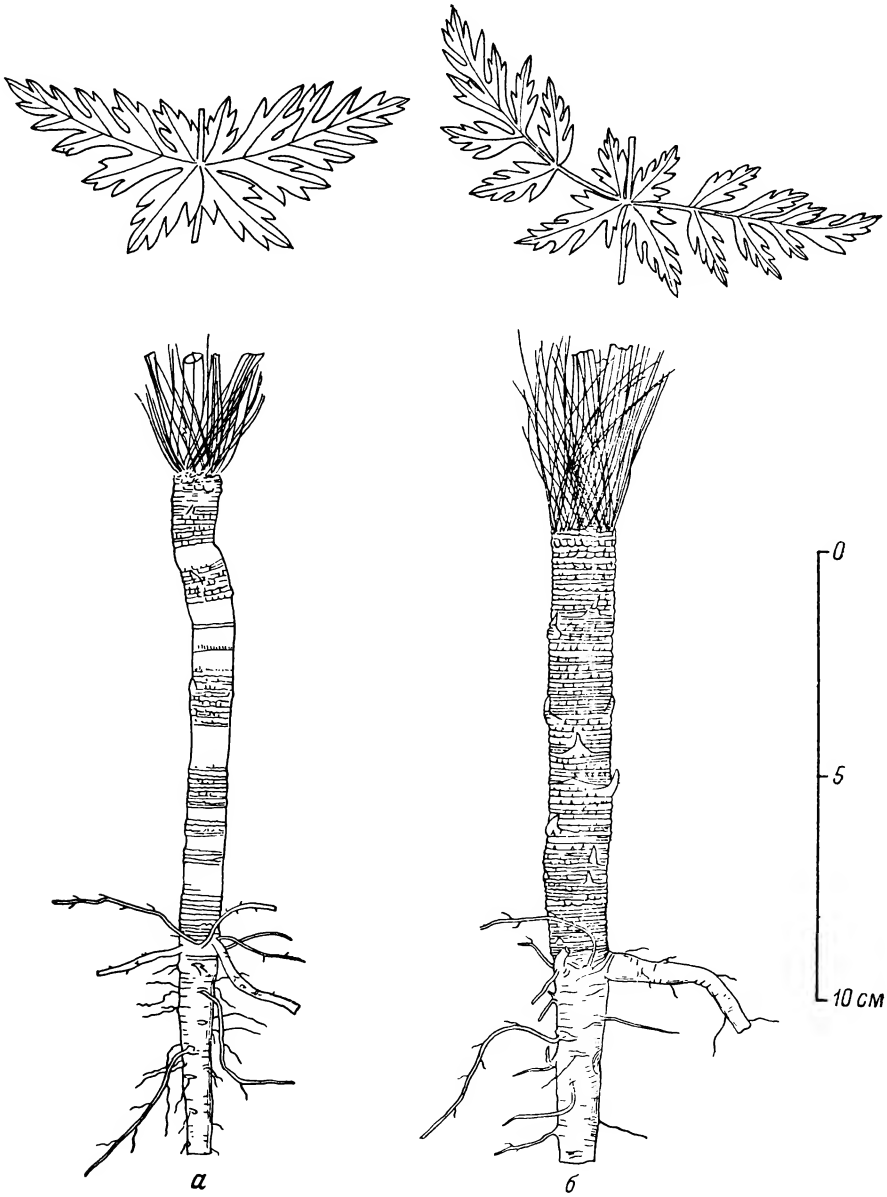


Рис. 2. Пары сегментов средней части листа и корневище *Libanotis intermedia* Rupr.

а — взрослое средневозрастное вегетативное растение; *б* — взрослое вегетативное растение, находящееся в предгенеративном состоянии

трехзубчатой средней лопастью и двузубчатыми боковыми (рис. 1, *а*). Проростки, выросшие на многолетних остожьях, обычно более крупные и иногда имеют листья иммaтурного типа.

Если проростки появились весной, то к середине лета они теряют семядоли и переходят в ювенильное состояние, а появившиеся в конце вегетационного периода — на следующий год весной (рис. 1, *б*, *в*).

У порезника в виргинальном периоде из верхушечной открытой почки развивается полициклический моноподиально нарастающий розеточный побег, осевая часть которого становится вертикальным корневищем. Корневище покрыто многочисленными листовыми рубцами с остатками сосудисто-волокнистых пучков, особенно хорошо сохранившимися в верхней части корневища и образующими как бы войлочную обкладку вокруг побега. В результате контрактильной деятельности корня на корневище образуются поперечные морщинки и валики, на которых находятся почки, сидящие на небольших бугорках. Нижнюю границу корневища и переход его в корень легко установить, так как корневище не несет придаточных корней, а корень в базальной части обильно ветвится и не имеет столь правильно расположенных кольцевых валиков (рис. 2).

Корневище начинает образовываться у ювенильных растений второго года жизни. Базисом его является гипокотиль, имеющий кольцевые валики. Длина корневища всего несколько мм. Число листьев в розетках ювенильных растений в среднем равно 3.1 (табл. 1). Листья у двулетних особей крупнее, усиливается рассеченность листовой пластинки, она становится трехраздельной (рис. 1, *в*). Средняя длина листьев всего 2.57 см, поэтому ювенильные особи, как и проростки, остаются в условиях сильного затенения. Корневая система ювенильных растений — до 13—15 см дл.

Имматурные растения порезника намного крупнее ювенильных, с меньшим числом более длинных и более рассеченных листьев, с довольно длинным, но еще тонким корневищем (табл. 1). Листовая пластинка становится перисторассеченной с верхушечным сегментом и 1—2 парами боковых (рис. 1, *г*). Имматурные растения имеют 3—4-летний возраст. Работнов (1960) отмечает, что у взрослых вегетативных растений порезника с возрастом мощность вегетативных органов увеличивается очень постепенно. Но проведенные нами специальные измерения позволяют утверждать, что взрослые вегетативные особи отчетливо подразделяются на 3 подгруппы как по размерам и степени рассеченности листа (рис. 1, *д*; рис. 2, *а*, *б*), так и по размерам корневищ и главного корня (табл. 1). На корневищах хорошо заметны сближенные листовые рубцы листьев первой и второй генерации, располагающиеся ярусами. Работнов (1947, 1949, 1960) называет их «годичными рубцами» и считает надежным критерием для определения абсолютного возраста порезника. При большом ежегодном наилке «годичные рубцы» расставлены и подсчет их не составляет труда, но при отсутствии наилка границы между годичными приростами установить труднее (рис. 2, *а*, *б*).

ТАБЛИЦА 1

Некоторые биометрические характеристики
(средние величины) возрастных состояний
Libanotis intermedia Rupr.

Возрастная группа	Число листьев в розетке	Число пар боковых сегментов листа	Длина листа, см	Длина корневища, см	Диаметр корневища, мм	Диаметр главного корня у основания, мм
Ювенильные	3.1±0.05	—	2.57±0.04	—	—	0.56±0.07
Имматурные	1.83±0.4	2.11±0.08	11.8±1.1	4.7±0.08	2.6±0.07	2.3±0.09
Взрослые вегетативные						
а) молодые	2.2±0.3	4.48±0.04	19.4±0.5	6.6±0.1	4.4±0.08	3.1±0.04
б) средневозрастные	3.08±0.09	6.52±0.1	29.6±0.7	5.6±0.7	8.4±0.12	6.6±0.05
в) в предгенеративном состоянии . .	3.95±0.1	7.72±0.09	40.0±0.3	6.4±0.12	11.1±0.2	9.1±0.06
Генеративные	—	7.0±0.03	40.0±0.4	7.4±0.15	11.2±0.08	8.4±0.07

У молодых взрослых вегетативных растений корневища довольно длинные и тонкие, а у средневозрастных наблюдается укорачивание корневищ при сильном разрастании их в толщину (табл. 1). Вероятно, усиливается втягивающая деятельность корней. В предгенеративном состоянии взрослые вегетативные особи имеют опять более длинные и толстые корневища, которые затем у генеративных растений еще более увеличиваются. Это может быть связано с тем, что их листья, достигая максимальной величины и рассеченности, когда лист становится дваждыперисторассеченным, наконец попадают в наиболее благоприятные условия освещения, составляя вместе с другими растениями основную массу подседа, высота которого на исследованном лугу в среднем 40 см.

Многолетние подземные органы порезника являются вместилищем больших запасов крахмала, которым заполнена вся паренхима корневищ и корней. Мобилизация этих запасов происходит в последний год жизни порезника, при этом наблюдается уменьшение толщины главного корня (табл. 1). Во время созревания семян в корнях обнаруживаются лишь единичные крахмальные зерна.

С наступлением генеративного периода у порезника обычно развивается один генеративный побег из верхушечной почки (редко их может быть два), достигающий в высоту 60—150 см. Нижние стеблевые листья у генеративных побегов черешковые, дваждыперисторассеченные, как и у взрослых вегетативных особей, находящихся в предгенеративном состоянии, верхние — короткочерешковые или почти сидячие, менее рассеченные.

Ось первого порядка генеративного побега заканчивается крупным сложным зонтиком; нередко развиваются боковые побеги обогащения второго и третьего порядков, также несущие зонтики. Зацветает порезник в июне и цветет до августа—сентября. Цветение порезника и созревание плодов изучала Е. В. Тюрина (1965).

При скашивании порезника в фазе бутонизации или начала цветения, когда еще не все запасные вещества израсходованы, он может зацвести второй раз, развив 1—2 или несколько побегов из пазушных почек, и дать зрелые семена (Работнов, 1949, 1960).

После созревания и осыпания плодов генеративный побег отмирает, а вместе с ним отмирают корневище и многоосная стержневая корневая система порезника, которая по результатам наших раскопок, проникает вглубь до 150—180, а иногда до 225 см.

Каждому возрастному состоянию растения в онтогенезе соответствуют внутренние физиологические и биохимические процессы, происходящие в его организме. Установлено, что между отдельными фазами онтогенеза и содержанием нуклеиновых кислот и белковых соединений существует неразрывная связь (Цельникер, 1950; Конарев, 1959; Сабинин, 1963).

Нами определялся белковый азот и относительное содержание рибонуклеиновой кислоты у порезника в различных органах во всех возрастных состояниях.

ТАБЛИЦА 2

Содержание РНК и белкового азота в начальные периоды онтогенеза *Libanotis intermedia* Rupr. (в пересчете на сухое вещество)

Проростки (все растение)		Ювенильные (все растение)		Имматурные			
				надземные органы		корневище	
РНК, мг %	белковый азот %	РНК, мг %	белковый азот %	РНК, мг %	белковый азот %	РНК, мг %	белковый азот %
1899.7±2.5	2.07	1782.2±2.1	1.92	1923.5±12.5	1.56	72.2±1.1	0.87

Из приведенных в табл. 2 данных видно, что в начальные периоды онтогенеза (проростки, ювенильные растения) наблюдается относительно высокая концентрация как РНК, так и белкового азота, что, очевидно, связано с процессами новообразования элементов цитоплазмы.

Если рассматривать содержание РНК и белкового азота в отдельных органах растения, то можно заметить, что в виргинильный период высокое содержание их наблюдается в верхушечных почках у взрослых молодых вегетативных растений (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Содержание РНК и белкового азота в различных органах *Libanotis intermedia* Rupr. в разных возрастных состояниях (в пересчете на сухое вещество)

Возрастное состояние и фаза развития растений	Верхушечные почки и соцветия		Розеточные листья		Стеблевые листья		Корневища	
	РНК, мг %	белковый азот, %	РНК, мг %	белковый азот, %	РНК, мг %	белковый азот, %	РНК, мг %	белковый азот, %
Взрослые вегетативные								
а) молодые	2465.0±6.40	1.05	2247.1±6.10	2.59	—	—	67.0±0.73	0.84
б) средневозрастные	2460.9±5.70	0.85	2159.5±5.80	2.36	—	—	61.7±0.81	0.60
в) в предгенеративном состоянии	2336.5±6.70	0.71	2019.5±7.60	2.28	—	—	60.5±0.90	0.37
Генеративные								
а) цветочная почка	3266.5±13.82	1.12	2834.0±8.17	2.22	—	—	53.0±0.57	1.57
б) выход в стебель	3453.7±13.74	3.42	1360.7±7.20	2.31	—	—	67.6±0.17	1.25
в) начало бутонизации	4438.0±8.84	3.67	1011.9±9.80	2.12	1159.8±5.06	2.75	59.1±0.76	0.82
г) бутонизация	2645.1±10.19	3.71	1153.2±12.23	1.51	1454.9±7.73	2.00	49.1±0.07	0.74
д) начало цветения	2152.2±8.20	2.26	1058.2±11.72	1.48	1110.9±6.83	1.92	48.5±0.57	0.30
е) разгар цветения	2095.0±7.99	1.87	—	—	1238.8±16.19	2.04	44.4±0.92	0.55
ж) конец цветения	1675.7±5.26	1.83	—	—	1106.4±15.26	2.05	34.3±0.46	0.57
з) молочная спелость	1603.7±16.86	1.59	—	—	1133.1±13.77	1.62	41.2±0.71	0.39
и) восковая спелость	1562.9±5.42	1.26	—	—	1651.1±11.61	1.17	45.0±0.83	0.37
к) полная спелость	1342.3±16.85	1.21	—	—	1579.8+7.97	0.96	40.4+0.68	0.35

С переходом растений в следующие возрастные состояния содержание РНК и белкового азота в верхушечных почках постепенно падает, достигая наименьшей величины у растений в предгенеративном состоянии. В фазу бутонизации наблюдается резкое повышение содержания как РНК, так и белкового азота, причем РНК почти вдвое, а белкового азота в 5 раз. Затем относительное содержание РНК и белкового азота постепенно снижается.

У взрослых вегетативных растений в розеточных листьях отмечается высокое содержание РНК и белкового азота. Это можно объяснить тем, что в этот период большое развитие получает листовой аппарат, поверхность листьев увеличивается, в них повышается уровень обменных процессов, происходит усиленный биосинтез белков и других азотсодержащих веществ. Не исключена возможность поступления азотистых веществ в листья из других органов, может быть из корневищ.

У генеративных растений концентрация РНК и белкового азота в розеточных листьях постепенно уменьшается, достигая минимума в начале цветения. По-видимому, они оттекают в генеративные органы, где необходимость в них особенно велика. Розеточные же листья к разгару цветения отмирают.

В стеблевых листьях высокая концентрация РНК и белкового азота отмечается к началу бутонизации, когда они интенсивно растут (табл. 3). Но уже к началу цветения в стеблевых листьях по мере их старения содержание РНК и белкового азота снижается, причем белок распадается быстрее, чем РНК. Такая же закономерность была показана рядом авторов как в ходе возрастных изменений отдельного листа, так и при сравнении листьев различных ярусов (Chibnall, 1939; Сабинин, 1940; Клячко, 1968; Гупало, 1969).

Корневища по сравнению с верхушечными почками и листьями содержат относительно небольшое количество РНК и белкового азота (табл. 3). В корневищах вегетативных растений наблюдается сравнительно высокое содержание как РНК, так и белкового азота, особенно у имматурных растений. В генеративном периоде в фазе цветочной почки содержание белкового азота в растении высокое, затем оно постепенно снижается. В корневищах наибольшее количество белкового азота предшествует максимальному содержанию его в верхушечных почках, так как из корневищ белковый азот поступает к развивающимся генеративным органам.

Изменение содержания РНК и белкового азота в верхушечных почках происходит по одновершинной кривой, максимум которой наблюдается в генеративном периоде в фазе бутонизации. Подобная закономерность установлена нами в накоплении общего фосфора и увеличении активности фермента рибонуклеазы в верхушечных почках порезника (Грошева, 1971, *а*, *б*, 1972, *а*, *б*).

Общий характер морфологических и физиолого-биохимических изменений в ходе большого жизненного цикла порезника в общих чертах укладывается в одновершинную биологическую кривую (Серебрякова, 1971) и каждое возрастное состояние — это довольно четко очерченный этап, характеризующийся не только количественными показателями (размеры органов, количество одноименных органов и т. д.), но и физиолого-биохимическими особенностями.

ЛИТЕРАТУРА

Васильченко И. Т. (1941). О филогенетическом значении морфологии прорастания у зонтичных *Umbelliferae*. Сов. бот., 3. — Грошева Н. П. (1971а). Изменение содержания нуклеиновых кислот в онтогенезе *Libanotis intermedia* Rupr. В сб.: Биологические науки, 7. — Грошева Н. П. (1971б). Содержание нуклеиновых кислот у *Libanotis intermedia* в виргинильный период онтогенеза. Бюлл. ГБС АН СССР, 81. — Грошева Н. П. (1972, а). Возрастные изменения активности рибонуклеазы и содержание рибонуклеиновой кислоты у многолетнего растения *Libanotis intermedia* Rupr. Бюлл. ГБС АН СССР, 83. — Грошева Н. П. (1972, б). Содержание общего фосфора в онтогенезе многолетнего растения *Libanotis intermedia* Rupr. Уч. зап. МГПИ им. Н. К. Крупской, 36. — Гупало П. И. (1969).

Возрастные изменения растений и их значение в растениеводстве. — Клячко Н. Л. (1968). Возрастные особенности синтеза белка в листьях. Физиол. раст., 15, 4. — Конарев В. Г. (1959). Нуклеиновые кислоты и морфогенез растений. — Работнов Т. А. (1947). О длительности жизни *Agasyllis latifolia* (М. В.) Boiss. и *Libanotis montana* All. ДАН СССР, 58, 1. — Работнов Т. А. (1949). Некоторые данные по биологии луговых сорняков порезника горного и дягиля лекарственного. Бюлл. МОИП, отд. биол., 54, 2. — Работнов Т. А. (1950). Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. БИН АН СССР, сер. III. Геоботаника, 6. — Работнов Т. А. (1960). К биологии порезника промежуточного *Libanotis intermedia* Rupr. Тр. МОИП, 3. — Сабинин Д. А. (1940). Минеральное питание растений. — Сабинин Д. А. (1963). Физиология развития растений. — Серебрякова Т. И. (1971). Типы большого жизненного цикла и структура наземных побегов у цветковых растений. Бюлл. МОИП, отд. биол., 76, 1. — Тихомиров В. Н. (1968). Виды рода *Libanotis* Hill европейской части СССР, Урала и Западной Сибири. Бюлл. МОИП, отд. биол., 73, 2. — Тюрина Е. В. (1965). К биологии цветения порезника промежуточного *Libanotis intermedia* Rupr. Новые полезные растения Сибири. Центр. Сиб. бот. сад, 8. — Уранов А. А. (1960). Жизненное состояние вида в растительном сообществе. Бюлл. МОИП, отд. биол., 65, 3. — Цельникер Ю. Л. (1950). К вопросу о физиологических причинах ритмичности роста у деревьев. Бот. ж., 35, 5. — Chibnall A. C. (1939). Protein metabolism in the plant.

Москва. (Получено 14 V 1971).

УДК 581.143.5 : 581.44 : 634.711

Ю. Г. Попов и С. Е. Щелкунова

РЕГЕНЕРАЦИЯ ВЕРХУШКИ СТЕБЛЯ *RUBUS IDAEUS* L. IN VITRO В СВЯЗИ С НАЛИЧИЕМ В ПИТАТЕЛЬНОЙ СРЕДЕ РЕГУЛЯТОРОВ РОСТА

YU. G. POPOV AND S. E. SHCHELKUNOVA. REGENERATION OF *RUBUS IDAEUS* L. STEM APEX IN VITRO IN CONNECTION WITH THE PRESENCE OF GROWTH REGULATORS IN THE NUTRIENT MEDIUM

В работе сообщаются данные о различной реакции меристематической верхушки побега малины in vitro на введение в питательную среду регуляторов роста трех типов: ауксинов, гиббереллинов, кининов. Рассматриваются особенности гистогенеза, наблюдаемые при регенерации верхушки на этих средах и освещаются конечные результаты регенерации.

Еще в 20-х годах нашего столетия отдельные исследователи пытались выращивать in vitro меристематические верхушки стебля разных растений (Kotte, 1922; Robbins, 1922).

После того как в 1952 г. Морель и Мартин (Morel et Martin, 1952) сообщили, что с помощью культуры меристем удается оздоравливать растения от поражающих их вирусных заболеваний, количество работ, выполненных в этом направлении, значительно возросло (Al Talib a. Torrey, 1959; Stone, 1963; Smith, 1968; Morel и др., 1968, и др.).

Благодаря этим экспериментам стало ясным, что успех регенерации в большой мере зависит от состава среды и что, может быть, решающая роль при этом принадлежит физиологически активным веществам.

В 1970 г. нами было показано (Щелкунова и Попов, 1970), что в зависимости от присутствия в среде того или иного регулятора роста изолированная меристематическая верхушка малины *Rubus idaeus* L. формирует либо целое растение, либо один стебель, либо неорганизованную каллюсную ткань. На среде, в которой рагуляторы роста отсутствовали, отмечено лишь незначительное общее увеличение верхушки, без каких-либо признаков морфогенеза.

Продолжая эту работу, мы проследили на анатомическом уровне за начальной стадией указанных процессов. Результаты этих наблюдений приводятся в настоящем сообщении.

Материал и методика

В качестве эксплантатов использовались меристематические верхушки длиной 500±50 мкм подземных этиолированных стеблей малины сорта Новость Кузьмина.

Верхушки помещались в питательную среду следующего состава: минеральные соли, по Морелю, микроэлементы, по Хеллеру (Morel, 1964); тиамин, пиридоксин, никотиновая кислота — по 0.5 мг/л; аскорбиновая кислота — 1.0 мг/л; глюкоза — 2%; агар — 0.7%.

В качестве регуляторов роста в среду по вариантам добавлялись: β-индолилмасляная кислота (ИМК) — 0.05 мг/л; β-индолилуксусная кислота (ИУК) — 0.1 мг/л; гибберелловая кислота (ГК) — 0.5 мг/л; кинетин — 0.001 мг/л.

Высаженные в пробирки верхушки выращивались в факторостатной камере с температурой 26° при относительной влажности 70%, под люминесцентными лампами БС-80. Интенсивность освещения на уровне пробирок равнялась 2 000 лк; длина дня — 16 часов.

Образцы для анатомического анализа брались на 4-й, 8-й, 12-й, 16-й, 20-й, 24-й, 28-й дни. Верхушки фиксировались в смеси спирт-уксусная кислота (3 : 1) и через 3 часа переносились в 70%-й этиловый спирт. Дальнейшая обработка материала проводилась по методике, описанной В. Н. Юрцевым (Юрцев и Пухальский, 1968) с применением вакууминфильтрации. Продольные срезы толщиной 15 мк окрашивались гематоксилином, по Делафильду, и заключались в канадский бальзам.

Результаты исследования

На продольном срезе через верхушку стебля видны части, составляющие эксплантат: точка роста с одним (в некоторых случаях двумя) примордиями. Стеблевая часть имеет довольно четко выраженную зональность. В ней можно различить: 1) три ряда клеток туники, 2) зону центральной меристемы, 3) периферическую зону.

Клетки центральной зоны окрашены несколько слабее, однако по размерам практически не отличаются от окружающей ее периферической меристемы. Клетки всех указанных участков имеют ярко выраженный меристематический характер, они мелки, невакуолизированны, интенсивно красятся.

Ниже этих участков на некоторых препаратах удается наблюдать переходную зону, еще ниже ее клетки постепенно начинают терять указанный выше типично меристематический характер. Они делаются крупнее, в некоторых из них намечаются вакуоли. Однако в пределах эксплантата это все-таки еще меристематические клетки — относительно мелкие, изодиаметрической формы, слабо вакуолизированные.

Пазухи листовых примордиев слагаются из очень мелких клеток, формирующих впоследствии пазушные почки. В местах, где эти клетки соприкасаются с клетками периферической меристемы, берут начало прокамбиальные тяжи, опускающиеся по стеблю вниз и причленяющиеся к прокамбиальным тяжам примордиев. Клетки этих тяжей имеют типичную для такого рода тканей форму; уже у самого основания эксплантата в них можно различать темно окрашенную протофлоэму и менее окрашенную протоксилему. В некоторых случаях у основания эксплантатов отмечено появление спиральных сосудов.

Эксплантаты описанного строения помещались на питательные среды, содержащие, как уже было сказано, в качестве регуляторов роста ИМК, ИУК, ГК или кинетин. Рассмотрим те изменения, которые происходят с ними под действием каждого из этих ростовых веществ.

При наличии в среде ИМК изменения отмечались уже на 4-й день (см. рисунок, *1* на вклейке). Они состояли в том, что на боковых поверхностях срезов эксплантата наряду с отмиранием и слущиванием клеток, поврежденных при его вычленении, начались регенерационные процессы.

вания в виде небольших групп темно окрашенных клеток у них наблюдались довольно часто.

Верхушки на средах, содержащих ауксины, наоборот, почти всегда образуют корни, после чего в ряде случаев начинается быстрый рост стебля и листьев. Факт начала корнеобразования у эксплантатов всех вариантов свидетельствует о том, что его первые этапы могут протекать за счет эндогенных корнеобразующих веществ апекса. Ауксины стимулируют этот процесс и способствуют дальнейшему росту корней, тогда как гиббереллин и кинетин угнетающе действуют на корнеобразование.

Мы видели, что часть эксплантатов на средах с ИУК и ИМК, даже образовав зачатки, не переходит к нормальному стеблевому морфогенезу, а превращается в каллюсную ткань. Аналогичные случаи наблюдались Боллом и Дугласом с сотрудниками (Ball, 1960; Douglas и др., 1964), которые объясняли их нарушением внутреннего химического баланса эксплантата под влиянием факторов питательной среды.

Это объяснение кажется нам верным. В наших опытах мы наблюдали, что такое патологическое развитие апекса обычно было связано с нарушением образования проводящей системы. Поэтому можно предположить, что в случае нормального функционирования проводящей системы, меристема, получая продукты, синтезируемые корнями, развивается также нормально и эксплантат превращается в обычное растение. Если же из-за нарушения связи меристема оказывается изолированной от корней, она не растет, но еще некоторое время сохраняет свою структуру. Затем клетки, лишенные необходимых продуктов, теряют свои меристематические свойства и начинают беспорядочно делиться. Постепенно этот процесс охватывает весь эксплантат.

Причиной нарушения образования проводящей системы могут быть как пролиферация прокамбиальных клеток под влиянием ауксина, так и чисто механическое повреждение ее. Заметим в связи с этим, что, по мнению ряда исследователей, механические повреждения эксплантата оказывают существенное влияние на успех его регенерации. Так, Дуглас с сотрудниками даже считает их основной причиной разного поведения эксплантатов на средах одного и того же состава.

Изучив это явление в наших опытах, мы считаем, что помимо «хирургических ошибок» здесь могут играть роль и изменения в содержании эндогенных фитогормонов верхушки, связанные с разным положением почки на стебле, с разным положением стебля на растении и с разным биохимическим составом самого растения.

Авторы приносят глубокую благодарность Р. Г. Бутенко за помощь и консультации при проведении настоящей работы.

ЛИТЕРАТУРА

Бутенко Р. Г. (1964). Культура изолированных тканей и физиология морфогенеза растений. — Щелкунова С. Е. и Ю. Г. Попов. (1970). Получение свободных от вируса растений малины путем культуры изолированных апексов. Физиол. раст., 17, 3. — Юрцев В. Н. и В. А. Пухальский. (1968). Методическое руководство к лабораторно-практическим занятиям по цитологической и эмбриологической микротехнике. — Al Talib K. H. a. J. G. Torrey. (1959). The aseptic culture of isolated buds of *Pseudotsuga taxifolia*. Plant Physiol., 34. — Ball E. (1960). Steril culture of the shoot apex of *Lupinus albus*. Growth, 24. — Chappell E. J. a. J. R. Mauney. (1967). Culture of the apical meristem of *Gossypium hirsutum* «in vitro». Fyton, 24, 2. — Douglas J., J. Phillips, C. J. Matteus. (1964). Growth and development of Carnation shoot tips «in vitro». Bot. Gaz., 125 (1). — Jones O. P. (1967). Effect of benzil adenine on isolated apple shoots. Nature, 215, 5109. — Kotte W. (1922). Wurzelmeristem in Gewebekultur. Ber. deutsch. Bot. Gesellsch., 40. — Morel G. (1964). Regeneration des varietes virosees par la culture des meristemes spicaus. Revu horticole, 2261. — Morel G., C. Martin. (1952). Guerison de Dahlias atteints d'une a virus. C. R. Acad. Sci. (Paris), 235. — Morel G., C. Martin, J. F. Muller. (1968). La guerison des pommes des terre atteint de maladies a virus. Ann. de physiol. vegetale, 10 (2). — Nieuwhow M. (1967). Development of sprouts in *Brassica oleracea*, induced by kinetin. Naturwissenschaften, 54, 8. — Pieniazek J. (1968). The growth «in vitro» of isolated apple shoot tips from young seedlings on media containing growth regulators. Bull. Acad.

polon. sci. Ser. sci. biolog., 16, 3. — Robbins W. J. (1922). Cultivation of excised root tips and stem tips under sterile conditions. Bot. Gaz., 73. — Sachs R. M., C. F. Bretz, A. Lang. (1959). Shoot gistogenesis: the early effect of gibberellin upon stem elongation in two rosette plants. America J. of Botany, 46, 5. — Smith C. W. (1968). The effect of growth substances on growth of excised embryo shoot apices of wheat «in vitro». Ann. Bot., 32, 127. — Smith D. L. (1968). The growth of shoot apices and inflorescences of *Carex flacea* in aseptic culture. Ann. Bot., 32, 127. — Stone O. M. (1963). Factors affecting the growth of Carnation shoot apices. Ann. appl. biol., 52.

Научно-исследовательский
зональный институт
садоводства нечерноземной полосы,
Лаборатория выращивания
оздоровленного посадочного материала
ягодных культур,
Москва, Бирюлево.

(Получено 16 XI 1971).

УДК 581.4 : 581.17 : 582.475.2

В. Е. Москалева и З. Е. Брянцева

ИССЛЕДОВАНИЕ УЛЬТРАСТРУКТУРЫ КЛЕТОЧНОЙ СТЕНКИ ТРАХЕИД *LARIX DAHURICA* TURCZ.

V. E. MOSKALYOVA AND Z. E. BRYANTSEVA. STUDY OF TRACHEIDS' CELL WALL ULTRASTRUCTURE IN *LARIX DAHURICA* TURCZ.

В статье изложены результаты электронномикроскопического исследования клеточной стенки трахеиды лиственницы в процессе ее делигнификации при получении целлюлозы. Выявлены особенности строения срединной пластинки и отдельных слоев клеточной стенки; прослежены изменения их структуры при варке целлюлозы. Показано, что неравномерность делигнификации клеточных стенок тесно связана с процессом их одревеснения.

Электронномикроскопическое исследование строения клеточной стенки анатомических элементов древесины в процессе получения целлюлозного волокна имеет большое теоретическое и практическое значение. Такие исследования помогают выявить закономерности, действующие в течение технологического процесса получения бумаги и дают возможность технологам сознательно регулировать этот процесс. Кроме того, такое изучение создает благоприятные возможности для познания ультратонкого строения клеточных стенок древесины.

Особенностью древесины как объекта для электронномикроскопического исследования является высокая электронная плотность составных компонентов клеточной стенки. Для того чтобы рассмотреть ультратонкую структуру стенок, необходимо удалить лигнин, вещества матрикса, попеременно обрабатывая клеточные стенки разведенными кислотами и щелочами. После такой обработки остается видимый в электронном микроскопе целлюлозный остов клеточной стенки.

Удобным материалом для дифференцированного исследования является древесина в процессе получения целлюлозного волокна. Главной целью любого процесса варки древесины является делигнификация древесины, т. е. удаление лигнина. Наряду с лигнином в процессе варки извлекаются и другие вещества — значительная часть гемицеллюлоз, пектинов и некоторых экстрактивных веществ. Исследования клеточной стенки древесины в процессе варки дают научную информацию не только об ультраструктурной организации, но также и о локализации химических веществ в клеточной стенке.

Такого рода исследования структуры и локализации химических компонентов в клеточной стенке древесины проводятся в большом масштабе за рубежом (Frey-Wyssling u. Mühlethaler, 1949; Liese, 1960; Jaume u. Fengel, 1961; Wardrop, 1962a, б, 1963; Wardrop a. Harada, 1965; Fengel, 1966, 1967, 1969; Jaume u. Torgerson, 1967; Côté, 1967; Jacopian и др., 1967; Фрей-Висслинг и Мюлеталер, 1968, и др.).

В Советском Союзе электронномикроскопическое исследование клеточной стенки древесины началось сравнительно недавно (Москалева, 1962; Одинцов и Каткевич, 1967). Большая часть работ посвящена изучению древесины в процессе химических воздействий и получения целлюлозного волокна (Гелес, 1968а, б, 1971; Каткевич и Одинцов, 1968, 1970; Пурина и др., 1970, а, б, 1971; Богомолов и Берензон, 1971).

Объектом нашего исследования служила древесина лиственницы даурской *Larix dahurica* Turcz. Древесина лиственницы является новым перспективным сырьем для производства бумаги. Однако особенности ее химического состава, физико-механические свойства и строение создают определенные трудности для широкого использования ее в целлюлозно-бумажной промышленности. Большое количество водорастворимых полисахаридов, экстрактивных веществ, а также высокая плотность древесины отрицательно влияют на процессы варки, являясь причиной неравномерной делигнификации и повышения непровара. Особенности тонкого строения древесины лиственницы изучены мало (Casperson, 1968).

Прежде чем перейти к изложению результатов исследования изменений ультраструктуры лиственницы в процессе варки, следует остановиться на тонком строении исходной необработанной древесины. На необработанных образцах была проделана гистохимическая реакция на пектины по методике Ги с соавторами (Ge и др., 1959). Этот гистохимический метод основан на свойстве сложных эфиров уроновых кислот реагировать с гидроксиламином, а потом с трехвалентным железом и образовывать нерастворимый электронноплотный комплекс, который обнаруживается на ультратонких срезах в форме черных частиц. Это одна из немногих гистохимических реакций, которая может быть применена в электронномикроскопических исследованиях древесины. П. Н. Одинцов и Ю. Ю. Каткевич (1967) применили этот метод при исследовании распределения пектинов в оболочках облученных и необлученных трахеид побегов ели.

В результате гистохимической реакции на пектины выявляются отдельные слои клеточной стенки (табл. I, *1*, см. вклейку). Исследование показало, что клеточная стенка трахеид древесины лиственницы имеет строение, характерное для других хвойных пород. Она состоит из нескольких слоев: межклеточный слой или срединная пластинка M, первичная оболочка P, 3 слоя вторичной стенки S: наружный S_1, средний S_2 и внутренний S_3; бородавчатый слой W выстилает полость клетки.

При помощи гистохимической реакции на пектины было показано, что пектиновые соединения локализуются в межклетниках и срединной пластинке. Они обнаружены нами также на границе первичной оболочки P и наружного слоя вторичной оболочки S_1, а также на границе наружного слоя S_1, и среднего слоя S_2 вторичной оболочки. Эти места являются наименее прочными в клеточной стенке. Именно здесь происходят разрывы при механических и физических воздействиях.

Для исследования древесины в течение делигнификации, происходящей в процессе получения целлюлозного волокна, нами был использован материал, получившийся при бисульфитной варке на магниевом основании, так как при этом способе варки делигнификация протекает гораздо медленнее и избирательнее, чем при сульфатной (щелочной) варке. В качестве варочной кислоты использовался раствор бисульфита магния, содержащий SO_2 в виде бисульфитного иона HSO_3. Всего SO_2 — 4.32%, pH раствора — 4.5. Режим варки: подъем температуры до 160°, общая продолжительность варки 6.5 часов.

Получившийся материал мы исследовали при помощи электронного микроскопа двумя методами электронной микроскопии, методом ультратонких срезов и методом лигниновых скелетов.

Для получения ультратонких срезов пробы осторожно промывались водой до нейтральной реакции и заливались 96%-м спиртом. Материал обезвоживался и заключался в метакрилаты. Ультратонкие срезы получались на ультрамикротоме УМТ-2 и исследовались при помощи электронного микроскопа Tesla BS242E.

Лигниновые скелеты были получены методом постепенного гидролиза предварительно проэкстрагированных в спирто-бензоле образцов возрастающими концентрациями серной кислоты (с 5 до 72%) в течение 2.5 месяцев (Каткевич и Одинцов, 1968, 1970). Образцы для исследования были взяты на разных стадиях варки: через 3.5, 4.5, 5.5 и 6.5 часов.

При исследовании ультратонких срезов было обнаружено, что частичная делигнификация и удаление гемицеллюлоз в процессе получения целлюлозного волокна обнажает тонкое строение клеточной стенки. В необработанной древесине срединная пластинка выглядит электронноплотной и гомогенной. Постепенно в процессе варки обнаруживается ее сложная структура (Брянцева, 1970, 1971а, б; Москалева и Брянцева, 1971а, б, в), тонкая сетка соединительных микрофибрилл (табл. I, *2*). Эта связь между клетками очень непрочная и быстро разрушается в процессе дальнейшей варки. Остатки ее заметны в некоторых случаях даже в целлюлозных волокнах. В литературе имеются сведения о том, что на частично делигнифицированных поперечных срезах клеточной стенки древесины ели видны нити, соединяющие соседние первичные оболочки, на что указывают Одинцов и Каткевич (1967); они считают, что соединительные связи между волокнами носят углеводный характер.

Наблюдаемая нами сетка микрофибрилл в срединной пластинке по своему рисунку несколько отличается от целлюлозного скелета вторичной оболочки, она гораздо тоньше и нежнее; химическая ее природа остается пока неясной и для расшифровки ее требуется проведение целого комплекса биохимических, физико-химических и биологических исследований; необходимо также изучение строения срединной пластинки, с начала ее развития, в процессе онтогенеза на субмикроскопическом уровне.

Структура межклетников почти не исследована. В работе Джайме и Фенгеля (Jaume u. Fengel, 1961) имеется указание, что при делигнификации соединительные фибриллы и ламеллы могут проходить не только между соседними клетками по срединной пластинке, но и через межклетники. Данные предварительного исследования структуры межклетников (Брянцева, 1970) нашли подтверждение при дальнейшем изучении ультраструктуры трахеид лиственницы. На начальных стадиях варки произошло частичное растворение лигнина и веществ матрикса и раскрылась тонкая структура межклетника (табл. I, *3*), где видны многочисленные тяжи микрофибрилл.

Делигнификация межклетников начинается в большинстве случаев в центре, причем замечено, что лигнин отсюда удаляется быстрее, чем из срединной пластинки. Межклетник отграничен от соседних клеток электронноплотным слоем, устойчивым к действию варочных растворов. Как правило, этот слой разрушается в последнюю очередь, частично оставаясь на целлюлозном волокне после варки. Можно предположить, что эти участки содержат лигнин, менее доступный для варочных реагентов.

В процессе делигнификации раскрывается также тонкое строение первичной стенки. Наблюдается неупорядоченное расположение микрофибрилл. Структура стенок в значительной степени разрыхлена, микрофибриллы соседних клеток переплетаются друг с другом, образуя рыхлую войлокообразную массу.

Наружный слой вторичной оболочки S_1 сохраняет при варке удивительную прочность. Этот слой показывает высокую электронную плотность и устойчивость к варочным растворам и детально рассмотреть его тонкое строение на ультратонких поперечных срезах не удается (табл. I, *4*). По данным Ланге (Lange, 1954), во внешней области вторичной оболочки наблюдается высокое содержание лигнина (у ели до 70%). Кроме того, слой S_1 защищен от непосредственного воздействия варочной кислоты со стороны полости слоями S_2 и S_3, с внешней стороны — срединной пластинкой M и первичной оболочкой P, принимающими на себя наиболее сильную атаку раствора. В работах Уордропа (Wardrop, 1962a, *б*, 1963), Джайме и Торгенсона (Jaume u. Torgerson, 1967) и Дэвиса (Davies, 1966) есть указания о миграции лигнина в процессе варки из внешних областей клеточной стенки во внутренние. Такая миграция, очевидно, происходит из слоев M и P в слой S_1 при бисульфитной варке с магниевым основанием. Таким образом, повышенная лигнификация, защищенное местоположение слоя S_1 и возможная миграция в него лигнина из наружных слоев делает этот слой устойчивым к действию варочных растворов. В процессе варки он сохраняет свое компактное строение, обнаруживая высокую электронную плотность.

В процессе делигнификации и частичного удаления гемицеллюлоз раскрывается фибриллярная структура среднего слоя вторичной оболочки S_2. На поперечном срезе целлюлозного волокна после 6.5 час. варки наблюдается агрегация микрофибрилл (объединение их в более мощные пучки) в слое S_2 и образование микропустот (см. табл. I, *4*). Размеры микропустот и их очертания могут изменяться в процессе варки от округлых до щелевидных, что тесно связано с усилением процесса агрегации микрофибрилл (табл. II, *3*). На продольном срезе делигнифицированного волокна хорошо заметно ламеллярное строение слоя, видны отдельные ламеллы, состоящие из пучков микрофибрилл (табл. II, *1*). Тесная связь ламелл между собой осуществляется с помощью отдельных фибрилл, выходящих из макрофибриллярных пучков. На продольном срезе также заметна агрегация фибрилл и образование макрокапилляров между отдельными ламеллами. На этой же фотографии изображена «линия скольжения» во вторичной оболочке трахеиды при увеличении в 9000 раз. Такие линии скольжения были уже давно обнаружены во вторичных оболочках древесины хвойных пород при помощи светового микроскопа. Вначале их считали первыми признаками разрушения при механических воздействиях, однако они имеются и в клеточных стенках древесины, не подвергавшейся механическим воздействиям. Их возникновение приписывают действию силы тяжести ствола, ветру и другим воздействиям при росте дерева.

Линии скольжения и зоны разрушения при механических воздействиях детально исследованы на уровне светового микроскопа (Москалева, 1957). При электронномикроскопических исследованиях они также попадают в поле зрения микроскопа (Богомолов и Берензон, 1971). На электронной фотографии продольного среза вторичной оболочки делигнифицированного волокна мы видим ясно выраженную линию скольжения (см. табл. II, *1*). В этом месте наблюдается изменение ориентации микрофибрилл, их выгиб на определенном участке, разрыхление структуры, большое количество щелевидных пустот. Сюда скорее попадает варочный раствор и происходит делигнификация. Направление этой линии скольжения в клеточной стенке почти перпендикулярно оси волокна. Аналогичное направление всей линии скольжения наблюдается на продольном срезе древесины в световом микроскопе.

Большое значение имеет отбор проб для исследования. Обычно после варки целлюлоза подвергается промыванию сильной струей воды и сушке. Комплекс этих механических и физических воздействий вносит добавочные изменения, отражающиеся на строении целлюлозного волокна. Приведенные нами ранее электронные фотографии (см. табл. I, *2*, *3*, *4*) были получены с материала, взятого сразу после варки и осторожно промытого без нарушения формы проваренной щепы. На электронной фотографии (табл. II, *2*) показан поперечный срез целлюлозного волокна после грубой промывки и сушки. Тонкая структура видоизменяется, наблюдается сильное набухание, еще большая агрегация микрофибрилл и образование щелевидных пустот. Явление агрегации микрофибрилл и увеличение объема капилляров с более крупными радиусами от 80 до 980 Å освещено в работах Пуриной и др. (1970 а, б, 1971), где данные электронномикроскопических исследований подтверждаются методом сорбции паров н-гексана.

В процессе варки поперечные связи между фибриллами ослабляются. Они ослабляются еще больше, если к химическим воздействиям варочных растворов добавляются механические и физические воздействия последующей обработки целлюлозных волокон. Следовательно, в зависимости от цели исследования необходимо методически правильно отбирать материал.

Внутренний слой вторичной оболочки S_3 обнаруживает высокую устойчивость при варке, сохраняя свое компактное строение даже после завершения варки (см. табл. I, *4*). Слой S_3 представляет большой интерес для исследователей с точки зрения его химической природы и ультратекстурной организации (Nečesaný, 1957; Liese, 1963).

Для выявления ультраструктуры слоя S_3 мы подвергали образцы, полученные после варки, кислотному и щелочному гидролизу, но компактность данного слоя не нарушалась. Он оставался по-прежнему электронноплотным и тонкое строение его не просматривалось. Как указывалось выше, подобную устойчивость к действию щелочной и кислотной обработки показывает также внешний слой вторичной оболочки S_1. Это позволяет предположить о некотором сходстве химического состава слоев S_1 и S_3. Уордроп и Дадсуэлл (Wardrop a. Dadswell, 1957), изучая строение слоев клеточной стенки трахеид сосны, установили, что при одинаковой поперечной ориентации микрофибрилл в слоях S_1 и S_3, слой S_3 показывал более низкую электронную прозрачность, причиной которой они считали более низкое содержание целлюлозы в этом слое.

На ультратонких поперечных срезах целлюлозных волокон мы наблюдали тончайшую слоистость слоев S_1 и S_3 (табл. II, *3*). В литературе также имеются сведения о ламеллярном строении слоев S_1 и S_3 (Wardrop, 1957, 1963; Harada, 1965, и др.).

Мы предполагаем, что высокую электронную плотность и плохую проницаемость варочными растворами слоев S_1 и S_3 в изучаемом нами материале можно объяснить плотной упаковкой отдельных ламелл, составляющих эти слои. Остаточные трудногидролизуемые полисахариды матрикса выполняют при этом роль цементирующих веществ, обволакивающих целлюлозные микрофибриллы. Однако вопрос этот пока остается неясным и требует дальнейших исследований.

Изучение лигниновых скелетов лиственницы показало, что компактность лигниновых частиц около полости в слое S_3 увеличивается по сравнению со слоем S_2 (табл. II, *4*). Ряд исследователей также отмечает некоторое увеличение в относительном содержании лигнина около полости (Krahmer и др., 1970; Scott, Goring, 1970).

К внутреннему слою вторичной стенки S_3 прилегает бородавчатый слой, наблюдавшийся целым рядом зарубежных ученых у различных видов хвойных (Wardrop и др., 1959; Cronschaw и др., 1961; Liese, 1963, 1965). При разных способах варки этот слой остается нерастворимым и электронноплотным. Бородавчатым его называют из-за присутствия бугорков, выдающихся в полость клетки. На продольных срезах эти бугорки имеют вид окруженных мембраной частиц (Фрей-Висслинг и Мюлеталер, 1968). Эти бугорки — засохшие остатки органелл цитоплазмы, тогда как покрывающая их мембрана может быть истолкована как высохший тонопласт. Бородавчатая структура представляет собой мембрану, выстилающую полость трахеид и поровые каналы. Чрезвычайная стойкость бородавчатой структуры к химическому воздействию была отмечена уже давно целым рядом авторов; известна единственная растительная субстанция, которая обладает подобной же стойкостью, — это спорополленин из экзины пыльцевых зерен (Cronschaw и др., 1961). При разных способах варки этот слой остается нерастворенным и электронноплотным.

Полученные нами результаты по субмикроскопическому строению клеточной стенки заставил нас обратиться к ранее проведенным работам по строению клеток камбия. Лишь внимательно анализируя процесс образования клеточной стенки в динамике, можно понять всю сложность ее строения и локализации в ней химических компонентов.

Возникновение новой оболочки осуществляется путем образования в клетке так называемого фрагмопласта, который появляется в экваториальной плоскости делящейся клетки после расхождения хромосом в анафазе (Фрей-Висслинг и Мюлеталер, 1968). Первым признаком возникновения пластинки в экваториальной плоскости клетки является появление хорошо окрашивающихся узелков (нейтральным красным, крезиловым синим). Количество их продолжает увеличиваться до тех пор, пока они не сольются между собой, образовав полужидкий слой — клеточную пластинку. Капельки эти хорошо различимы при помощи электронного микроскопа. Клеточная пластинка окрашивается основными красителями — метиленовым синим и рутениум-красным, а это служит указанием на то, что она содержит характерные для оболочки кислые соединения, такие как пектиновые вещества и другие урониды, играющие роль матрикса в процессе синтеза будущей первичной оболочки. Затем клеточная пластинка разрастается по направлению к периферии клетки и наконец достигает продольной стенки материнской клетки, с которой и сливается.

Еще до соприкосновения клеточной пластинки с продольной стенкой клетки в ней уже становится заметным двойное лучепреломление, хотя и слабое: по обе стороны от изотропного центрального слоя пластинки, темного в поляризованном свете, в ней различимы две узкие яркие каемки. Таким образом, растущая клеточная пластинка уже состоит из трех слоев. Центральный из них известен под названием срединной пластинки. По обе стороны от этого слоя будущие дочерние клетки начинают строить первичную оболочку. Двойное лучепреломление первичных оболочек объясняется тем, что уже на этой стадии развития они содержат небольшое количество фибрилл целлюлозы (Фрей-Висслинг и Мюлеталер, 1968).

Присутствие целлюлозных микрофибрилл в клетках камбия было обнаружено также при помощи электронного микроскопа (Hodge a. Wardrop, 1950). Было установлено, что микрофибриллы в клеточной стенке располагаются в большинстве случаев в одном направлении. Рост клеточной стенки состоит не в укрупнении образовавшихся фибрилл, а в увеличении их числа. При поверхностном росте первичной стенки происходит взаимное переплетение микрофибрилл.

При анализе сформировавшейся первичной стенки при помощи поляризованного света и рентгеновских лучей установлено, что в противоположность волокнистой текстуре вторичной оболочки, расположенной параллельно оси клетки, в первичной оболочке текстура рассеянная, направление фибрилл ближе к перпендикулярному к оси клетки. Эти наблюдения подтвердились при помощи электронного микроскопа (Frey-Wissling a. Mühlethaler, 1949; Hodge a. Wardrop, 1950; Preston a. Ripley, 1954; Bosshard, 1956).

Наблюдая в срединной пластинке *M* сетку упорядоченных микрофибрилл, можно предположить, что это микрофибриллы соседних первичных стенок, пронизывающие срединную пластинку; в таком случае в них вполне возможно участие целлюлозы. Однако этот вопрос подлежит дальнейшему исследованию.

Изучая образование трахеид сосны в процессе одревеснения оболочек, мы столкнулись с тем фактом, что как образование отдельных трахеид, так и одревеснение трахеид проходят неравномерно. Наблюдения за процессом образования годичного слоя древесины сосны показывают, что одревеснение развивается от центра к периферии, от ранее отложившихся клеток к более молодым, приближающимся к камбию. В пределах клетки прежде всего древеснеет ранее образовавшаяся срединная пластинка с прилегающими к ней первичными оболочками, затем вторичная оболочка, а третичный слой, прилегающий к полости, древеснеет в последнюю очередь (Иванов, 1939; Москалева, 1958). Это свидетельствует об определенной последовательности одревеснения от ранее образовавшихся слоев клеточных стенок к более молодым, позднее образовавшимся. Каждая клетка проходит свой цикл развития последовательно, но не одновременно со смежными. Часто две рядом лежащие клетки различаются между собой как по развитию клеточной стенки, так и по степени одревеснения. Постепенно эти различия сглаживаются и клетки кажутся идентичными по своему составу и строению. Однако при химических воздействиях различия выявляются, сказываясь в неравномерной делигнификации стенок трахеид. В процессе варки на одной и той же ее ступени мы видим самые разнообразные картины делигнификации, от начала растворения срединной пластинки до ламеллярной структуры вторичной оболочки.

Электронная микроскопия становится все более универсальным методом, охватывающим целый ряд отраслей знания, разрешая крупные научные проблемы. Изучение строения клеточной оболочки растений — одна из этих проблем.

Процесс получения бумаги из древесины — чрезвычайно сложный процесс, включающий в себя комплекс химических, физических и механических воздействий, и его разработка требует постановки специальных экспериментов, создания и совершенствования специальных методов исследования на субмикроскопическом уровне; надлежит расчленить этот сложный процесс и выявить отдельные стадии его, несомненно находящие отражение в соответствующих изменениях строения клеточной стенки. Исследования в данном направлении продолжаются.

ЛИТЕРАТУРА

Боголюбов Б. Д., М. Ф. Березон. (1971). Фибриллярная структура слоя S_2 клеточной стенки древесины. В сб.: Химия древесины, 7. — Брянцева З. Е. (1970). О субмикроскопическом строении древесины лиственницы. Сборник трудов Центрального научно-исследовательского института бумаги (ЦНИИБ), 5. — Брянцева З. Е. (1971). Исследование изменений ультраструктуры древесины лиственницы в процессе бисульфитной и сульфатной варок. Сборник трудов ЦНИИБ, 6. — Брянцева З. Е. (1971б). Электронномикроскопическое исследование строения клеточной стенки древесины лиственницы. Тез. докл. Всесоюзной конференции по современным проблемам древесиноведения. — Гелес И. С. (1968а). Электронномикроскопическое изучение строения пор трахеид еловой древесины. Изв. высш. учебн. заведений. Лесной ж., 2 : 158. — Гелес И. С. (1968б). Электронномикроскопическое исследование действия мягкой кислотной обработки и сульфитной варки на волокна еловой древесины. Изв. высш. учебн. заведений. Лесной ж., 5 : 128—131. — Гелес И. С. (1971). Микроскопическое и электронномикроскопическое изучение третичной стенки трахеид еловой древесины. Изв. высш. учебн. заведений. Лесной ж., 1 : 154—157. — Иванов Л. А. (1939). Анатомия растений. — Каткевич Ю. Ю. и П. Н. Одинцов. (1968). Изменение лигнина древесины, облученной во время роста гамма-лучами. В кн.: Химия древесины, 1. Лигнин и его использование. — Каткевич Ю. Ю. и П. Н. Одинцов. (1970). Некоторые методы электронномикроскопического исследования лигнина. В сб.: Современные методы исследования в химии лигнина. — Москалева В. Е. (1957). Строение древесины и его изменение при физических и механических воздействиях. — Москалева В. Е. (1958). О формировании трахеид сосны. Тр. Инст. леса АН СССР, 36. — Москалева В. Е. (1962). Строение клеточной стенки древесины. Тр. Инст. леса и древесины СО АН СССР, 51. — Москалева В. Е. и З. Е. Брянцева. (1971а). Некоторые данные об ультраструктуре клеточной стенки древесины лиственницы. В сб.: Исследование древесины и материалов на ее основе. — Москалева В. Е. и З. Е. Брянцева. (1971б). Электронномикроскопическое исследование клеточной стенки древесины лиственницы в процессе бисульфитной варки. В сб.: Химия древесины. — Москалева В. Е. и З. Е. Брянцева. (1971в). Ультраструктура древесины и ее значение для целлюлозно-бумажного производства. Сборник трудов ЦНИИБ, 6. — Одинцов П. Н. и Ю. Ю. Каткевич. (1967). Субмикроскопическое строение оболочки трахеид ели под воздействием облучения гамма-лучами. ИАН Латв.ССР, 7. — Пурина Л. Т., П. Н. Одинцов, П. П. Эриньш. (1970). Изменение в субмикроскопической структуре древесины ели в процессе щелочной обработки при 50°. В сб.: Химия древесины, 6. — Пурина Л. Т., П. Н. Одинцов, П. П. Эриньш. (1971). Влияние температуры на изменения в субмикроскопической структуре древесины ели в процессе щелочной обработки. Химия древесины, 10. — Пурина Л. Т., П. Н. Одинцов, П. П. Эриньш, В. И. Смилга. (1970). Электронномикроскопические исследования изменений тонкой структуры еловой древесины в процессе щелочной варки. В сб.: Химия древесины, 5. — Фрей-Висслинг А. и К. Мюлеталер. (1968). Ультраструктура растительной клетки. — Bosshard H. H. (1956). Der Feinbau des Holzes als Grundlage technologischer Fragen. Schweiz. Zetschr. für Forst-

wesen, 11, 2. — Casperson G. (1968). Anatomische Untersuchungen am Lärchenholz *Larix decidua* Miller. Faserforsch. u. Textiltechn., 19, 10 : 467—476. — Côté W. (1967). Wood Ultrastructure and Atlas of Electron Micrographs. — Cronschaw J., G. W. Davies, A. B. Wardrop. (1961). A Note on the Wart Structure of Conifer Tracheids. Holzforschung, 15, 3. — Davies G. W. (1966). Optical and Electron Microscopy of NSSC Pulp. Appita, 13, 4. — Fengel D. (1966). Elektronenmikroskopische Beobachtungen an Hamicellulosen. Naturwissenschaften, 53, 1 : 18. — Fengel D. (1967). Beiträge zum übermolekularen Bau von Cellulose und Polyosen aus Holz. Papier, 21, 10A. — Fengel D. (1969). The Ultrastructure of Cellulose from Wood. Part 1. Wood as the Basic Material for the Isolation of Cellulose. Wood Sci. a. Technol., 3, 3 : 203—217. — Frey-Wyssling A. u. D. Mühlethaler. (1949). Elektronen-mikroskopie der pflanzlichen Zellwände. Schweizerische Bauzeitung, Zürich. — Gee M., R. M. Reeve, R. M. Cready. (1959). Measurement of Plant Pectic Substances, Reaction of Hydroxylamine with Pectinic Acids. Chemical Studie and Histochemical Estimation of Degree of Esterification of Pectic Substances in Fruit. Agr. a. Food Chem., 7 : 34—38. — Harada H. (1965). Ultrastructure and Organization of Gymnosperm Cell Walls. In book: A. Côté, Cellular Ultrastructure of Woody Plants. — Hodge A. I. a. A. B. Wardrop. (1950). An Electron-Microscopic Investigation of the Cell Wall Organization of Conifer Tracheid. Nature, 165. — Jacopian V., G. Casperson, B. Philipp. (1967). Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Pappelholz nach verschidener chemischer Behandlung. Zellstoff u. Papier, 7 : 227—232. — Jaume G. u. D. Fengel. (1961). Beitrag zur Kenntnis des Feinbaus der Frühholztracheiden. Beobachtungen an Ultradühnschnitten von Fichtenholz. Holz, Roh- und Werkstoff, 19 : 50—55. — Jaume G. u. H. F. Torgerson. (1967). Topochemie der Delignifizierung beim Aufschluß von Fichtenholz nach dem Sulfit- und Sulfatverfahren. Holzforschung, 21, 4. — Krahmer R. L., R. W. Hemingway, W. E. Hillis. (1970). The Cellular Distribution of Lignans in *Tsuga heterophylla* Wood. Wood Sci. a. Technol., 4, 2 : 122—139. — Lange P. W. (1954). The Distribution of Lignin in the Cell Wall of Normal and Reaction Wood from Spruce and a Few Hardwoods. Svensk Papperstidning, 57 : 525—532. — Liese W. (1960). Die Struktur der Tertiärwand in Tracheiden und Holzfasern. Holz als Roh- und Werkstoff, 18, 8. — Liese W. (1963). Tertiary Wall and Warty Layer in Wood Cells. J. Polymer Sci. Part C, 2 : 213—229. — Liese W. (1965). The Warty Layer. In book: A. Côte, Cellular Ultrastructure Woody Plants : 251—269. — Nečesaný V. (1957). The Nature of the So-called Tertiary Lamella. Svensk Papperstidning, 1, 10. — Nečesaný V. (1964). Über den submikroskopischen Charakter der Mittellamelle des Sekunderxylems. Third European Regional Conference on Electron Microscopy. Prague. — Preston R. D. a. G. W. Ripley. (1954). An Electron-Microscopic Investigation of the Walls of Conifer Cambium. J. of Exp. Bot., 5, 15. — Scott J. A. N., D. A. J. Goring. (1970). Lignin Concentration in the S_3 Layer of Softwoods. Cellul. Chem. a. Technol., 4, 1 : 83—93. — Wardrop A. B. (1957). The Organization and Properties of the Outer Layer of the Secondary Wall in Conifer Tracheids. Holzforschung, 11, 4 : 102—109. — Wardrop A. B. (1962a). Fundamental Studies in Wood and Fibre Structure Relating to Pulping Processes. Appita, 16, 3. — Wardrop A. B. (1962б). The Path of Penetration of Pulping *Media* into Wood. The Formation and Structure of Paper, 2 : 621—637. — Wardrop A. B. (1963). Morphological Factors Involved in the Pulping and Beating of Wood Fibres. Svensk Papperstidning, 66 : 237—247. — Wardrop A. B. a. H. E. Dadswell. (1957). Variations in the Cell Wall Organization of Tracheids and Fibres. Holzforschung, 11, 2 : 33—41. — Wardrop A. B. a. H. Harada. (1965). The Formation and Structure of the Cell Wall in Fibres and Tracheids. J. Exp. Bot., 16 : 47. — Wardrop A. B., W. Liese, G. W. Davies. (1959). The Nature of the Wart Structure in Conifer Tracheids. Holzforschung, 13 : 115—120.

Центральный
научно-исследовательский институт бумаги,
Москва.

(Получено 15 IV 1972).

УДК 582.035 : 581.132 : 582.26

Л. А. Филиппова, Н. С. Мамушина и О. В. Заленский

ВЛИЯНИЕ ИНТЕНСИВНОСТИ СВЕТА НА ОТТОК АССИМИЛЯТОВ ИЗ ХЛОРОПЛАСТОВ У *CHLORELLA PYRENOIDOSA* CHICK

L. A. FILIPPOVA, N. S. MAMUSHINA AND O. V. ZALENSKY. EFFECTS OF LIGHT INTENSITY ON THE TRANSPORT OF ASSIMILATES FROM CHLOROPLASTS IN *CHLORELLA PYRENOIDOSA* CHICK

В работе сделана проверка выдвинутой ранее идеи о зависимости передвижения ассимилятов из хлоропластов от работы нециклического фотофосфорилирования. Разработан метод неводного выделения хлоропластов из клеток хлореллы. Показано, что при увеличении интенсивности света, а следовательно, и скорости нециклического фосфорилирования, возрастает скорость передвижения меченых ассимилятов из хлоропластов. Напротив, при ингибировании нециклического фосфорилирования диуроном (концентрация 5×10^{-5} М/л) получено замедление внутриклеточного транспорта ассимилятов. Высказывается предположение, что энергия нециклического фотофосфорилирования используется для передвижения ассимилятов через мембрану хлоропласта.

Введение

При исследовании внутриклеточного транспорта ассимилятов в фотосинтезирующих клетках наименее изученным является вопрос о факторах, определяющих скорость этого процесса. В недавно опубликованных работах, выполненных с помощью метода выделения хлоропластов в неводные среды, было показано, что в темноте скорость выхода из пластид меченых продуктов фотосинтеза резко снижается (Filippova a. Zalenskii, 1969). Снижение еще более выражено в присутствии ингибитора окислительного фосфорилирования (Филиппова и Заленский, 1971). Это наводило на мысль, что для переноса ассимилятов через мембрану хлоропластов необходима энергия.

Возникал вопрос, является ли транспорт ассимилятов на свету также энергозависимым процессом. Для его решения отток ассимилятов из хлоропластов был исследован в условиях ингибирования одного из типов фотофосфорилирования. Было показано, что внутриклеточный транспорт ассимилятов осуществляется в условиях, когда функционирует нециклическое фосфорилирование, и не прекращается, если циклический поток электронов ингибирован антимицином А (Глаголева и др., 1973).

В настоящей работе была сделана дальнейшая попытка проверить зависимость передвижения ассимилятов из хлоропластов от работы нециклического фотофосфорилирования. Известно, что скорость нециклического потока электронов возрастает при увеличении интенсивности освещения, так же возрастает и нециклическое фосфорилирование. Поэтому отток ассимилятов из хлоропластов изучался в условиях разной интенсивности света. Кроме того, внутриклеточный транспорт ассимилятов исследовался в условиях подавления нециклического потока электронов ингибитором этого процесса — диуроном.

Методика работы

Объектом исследования служила *Chlorella pyrenoidosa* Chick (штамм 4 по коллекции ЛГУ). Для этого штамма хлореллы хорошо изучена зависимость фотосинтеза и скорости циклического и нециклического фотофосфорилирования от концентрации специфических ингибиторов этих процессов (Чулановская, Глаголева, 1966). Суспензия хлореллы выращивалась в течение 4—5 дней на среде Тамийя (1 : 4) в накопительной культуре с увеличивающейся по мере роста концентрацией клеток (Далецкая, Чулановская, 1964). Перед опытом суспензия центрифугировалась, ресуспендировалась в воде, и создавалась определенная плотность клеток.

В первой серии опытов изучалась зависимость фотосинтеза и скорости оттока ассимилятов из пластид от интенсивности освещения. Источником света служила лампа ДРЛ—750 вт. Меняя расстояние от источника света, создавали освещение 10, 20, 40 тыс. лк. Ассимиляция $C^{14}O_2$ проводилась в замкнутой камере из органического стекла при температуре 25° и при концентрации углекислоты в системе около 1%. Удельная радиоактивность CO_2 в опытах была от 10 до 30 мCu/лCO_2.

В другой серии опытов изучалось влияние на внутриклеточный транспорт ассимилятов не увеличения, а напротив — подавления нециклического фосфорилирования. Экспериментальные процедуры включали ассимиляцию $C^{14}O_2$ в течение 5 минут на свету, разделение суспензии на 4 пробы, фиксацию одной из них (контроль 1), преинкубацию (в темноте в течение 10 минут) одной пробы в растворе диурона(концентрация 5×10^{-5} М/л), а остальных двух в этиловом спирте, объем которого равен объему внесенного диурона. После преинкубации пробы экспонировались в следующих условиях: проба с диуроном и параллельная ей проба без ингибитора (контроль 2) на свету в атмосфере немеченой углекислоты и, наконец, проба в атмосфере гелия. В последнем случае нециклический поток электронов был подавлен из-за отсутствия их естественного акцептора — углекислоты.

Такая постановка опытов давала возможность сравнивать влияние различных воздействий на отток меченых ассимилятов при одинаковом их количестве в клетках.

В обеих сериях опытов фиксация клеток проводилась путем мгновенного замораживания в смеси сухого льда и петролейного эфира (—76°). Фиксированный материал лиофильно высушивался (Филиппова и Вознесенский, 1969).

Дробление клеток производилось в специальном дезинтеграторе (Романов и др., 1965). Основная схема процедур выделения фракции, обогащенной хлоропластами, приводится в работе Хазе и др. (Hase и др., 1963). Для использованного в наших опытах штамма хлореллы были подобраны условия выделения этой фракции: разрушение клеток проводилось в течение 100 минут, центрифугирование — при $2000 \times g$ на холоду в течение часа в смеси четыреххлористого углерода и петролейного эфира с плотностью 1.3 г/см.^{3} О концентрировании хлоропластов в этой фракции свидетельствовал тот факт, что отношение хлорофилла к белку в ней было в 2 раза выше, чем в интактной клетке. Проведенная методическая работа показала, что для хорошей воспроизводимости результатов опытов необходима строгая стандартизация процедур и определенный возраст культуры хлореллы.

По соотношению количества хлорофилла в выделенной фракции хлоропластов и его количества в целых клетках рассчитывалось, какая часть хлоропластов выделена. Производился также расчет радиоактивности всех хлоропластов, для чего также использовалось это соотношение.

Радиоактивность «цитоплазмы» (непластидные компоненты клетки) рассчитывалась по разности между радиоактивностью клеток и всех хлоропластов (Heber и др., 1963; Филиппова, 1967).

Радиохимический анализ фракций проводился по схеме, принятой в лаборатории фотосинтеза БИНа (Вознесенский и др., 1965). Метод тонкослойной хроматографии в модификации Н. Ф. Белан и З. Н. Абдурахмановой (1969) был использован для анализа веществ водно-спиртовой фракции. Белок определялся по Лоури (Lowry и др., 1951), хлорофилл — по методу, описанному Д. И. Сапожниковым и др. (1964).

Результаты опытов и их обсуждение

Зависимость интенсивности фотосинтеза использованного штамма хлореллы от освещения представляет собой световую кривую без насыщения (рис. 1). Таким образом, использованная нами в опытах интенсивность освещения и плотность суспензии позволяли наблюдать метаболизм углерода и его внутриклеточное передвижение в условиях, когда еще нет насыщения фотосинтеза светом. В этом случае можно было ожидать, что при более ярком свете возрастет как энергетическая, так и субстратная роль фотосинтеза, которые следовало разграничить при исследовании скорости оттока ассимилятов из хлоропластов.

Данные о внутриклеточном распределении углерода при разной интенсивности света представлены в табл. 1. В условиях слабого света (10 тыс. лк) за 10 минут фотосинтеза еще не удается обнаружить присутствие меченых ассимилятов в цитоплазме. Повышение интенсивности освещения ускоряет передвижение метки из хлоропластов в цитоплазму и при максимальной из использованных величин интенсивности освещения (40 тыс. лк) выход ассимилятов из хлоропластов достигает в некоторых опытах уже 20% от общей радиоактивности клеток. Если продолжить фотосинтез в атмосфере $C^{14}O_2$ до 15 минут (табл. 1, опыт 3), небольшое коли-

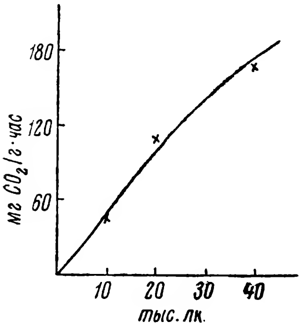


Рис. 1. Зависимость фотосинтеза клеток хлореллы (в мг CO_2/г сухого веса клеток за час) от интенсивности освещения

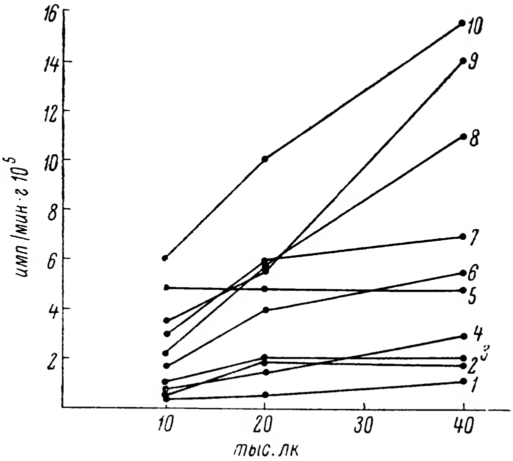


Рис. 2. Включение C^{14} в органические вещества клеток хлореллы при разной интенсивности освещения

1 — глицин, *2* — аспарагиновая к-та, *3* — триозофосфаты, *4* — серин, *5* — глутаминовая к-та, *6* — монофосфаты сахаров, *7* — сахароза, *8* — яблочная+ +лимонная к-ты, *9* — дифосфаты сахаров, *10* — аланин

ТАБЛИЦА 1

Влияние интенсивности освещения на передвижение ассимилятов из хлоропластов в цитоплазму при разной продолжительности фотосинтеза

Номер опыта	Плотность суспензии, млн. клеток/мл.	Интенсивность освещения, лк × 10^3	Экспозиция, мин.	Радиоактивность на 1 г сухого веса клеток			
				клетки	хлоропласты	цитоплазма	
				(имп./мин.) × 10^3	(имп./мин.) × 10^3	(имп./мин.) × 10^3	процент от радиоактивности клеток
1	650	10	10	924	924	0	0
		20		1140	1113	27	3
		40		1400	1200	200	14
2	550	10	10	488	488	0	0
		20		608	560	48	8
		40		840	660	180	22
3	450	10	15	1700	1662	38	2
		20		4240	4000	240	5
		40		6800	5400	1400	21

чество меченых ассимилятов появляется в цитоплазме уже при освещенности 10 тыс. лк. При более сильном свете и в этих опытах увеличивается количество меченых соединений в цитоплазме. Существенно то, что увеличивается не только количество меченых соединений в цитоплазме, но и их процент от суммарной радиоактивности клеток.

Сопоставление темпа нарастания интенсивности фотосинтеза и увеличения метки во внепластидных компонентах показывает, что выход ассимилятов из хлоропластов при увеличении интенсивности освещения возрастает в большей степени, чем интенсивность фотосинтеза. Так, при увеличении интенсивности освещения от 20 до 40 тыс. лк фотосинтез возрастает примерно в 1.5 раза, а выход ассимилятов из хлоропластов увеличивается в 3 раза и более. Этот факт позволяет считать, что наблюдаемое ускорение оттока ассимилятов из хлоропластов происходит не только потому, что их больше образовалось, но и свидетельствует о стимулирующей роли света в их передвижении.

Стимулирующее действие света может осуществляться либо благодаря большему образованию именно транспортных форм ассимилятов, либо вследствие усиления снабжения транспорта ассимилятов энергией, генерируемой при фотофосфорилировании.

Известно, что в транспорте ассимилятов, образованных в процессе фотосинтеза, через мембрану пластид принимает участие лишь несколько метаболитов, к числу которых принадлежат диоксиацетонфосфат (ДОАФ), фосфоглицериновая кислота (ФГК), глицин, серин, а возможно также глутаминовая кислота и аланин (Heber, Willenbrink, 1964; Walker, 1969). Радиохимический анализ клеток хлореллы показал, что повышение интенсивности освещения отнюдь не приводит к накоплению метки в основных транспортных формах ассимилятов (рис. 2). Более того, пулы транспортируемых метаболитов насыщаются уже при низкой интенсивности света и увеличение освещенности лишь способствует более быстрому прохождению ассимилированного меченого углерода через эти соединения по путям его дальнейшей метаболизации.

Если сопоставить радиоактивность транспортных форм ассимилятов, содержащихся в хлоропластах, с их общей радиоактивностью в клетках (в имп./мин.·г сухого веса клеток и в процентах от радиоактивности

ТАБЛИЦА 2

Внутриклеточное распределение метаболитов, образованных в процессе фотосинтеза при различной интенсивности освещения (продолжительность опыта 15 минут)

Соединение	10 тыс. лк				20 тыс. лк				40 тыс. лк			
	хлоропласты		цитоплазма		хлоропласты		цитоплазма		хлоропласты		цитоплазма	
	(имп./мин.) $\times 10^4$	%[1]	(имп./мин.) $\times 10^4$	%[1]	(имп./мин.) $\times 10^4$	%[1]	(имп./мин.) $\times 10^4$	%[1]	(имп./мин.) $\times 10^4$	%[1]	(имп./мин.) $\times 10^4$	%[1]
ФГК	5.1	100	0	0	8.4	87	1.2	13	—	—	—	—
Триозофосфат	6.0	58	4.2	42	15.2	81	3.4	19	8.0	42	10.5	58
Монофосфаты сахаров	18.9	100	0	0	40.5	100	0	0	15.7	28	40.3	72
Дифосфаты сахаров	29.0	84	5.5	16	41.5	70	18.0	30	37.5	27	103.0	73
Сахароза	30.0	100	0	0	73.0	100	0	0	49.5	68	23.5	32
Серин	4.8	67	2.4	33	4.8	28	12.6	72	15.6	52	14.6	48
Глицин	5.2	100	0	0	3.2	81	0.7	19	5.3	45	6.4	55
Аланин	72.0	100	0	0	107.0	100	0	0	60.0	38	97.0	62
Аспарагиновая кислота	15.7	100	0	0	24.5	100	0	0	2.0	17	9.7	83
Глутаминовая кислота	50.0	100	0	0	40.0	90	3.5	10	25.2	55	23.3	45
Яблочная + лимонная кислоты	36.2	100	0	0	57.0	100	0	0	57.0	52	53.0	48

---

[1] За 100% принята радиоактивность каждого вещества в клетках.

каждого вещества в клетках) (табл. 2), то можно отметить, что нет прямой связи между увеличением радиоактивности метаболитов, содержащихся в хлоропластах, и скоростью их передвижения из хлоропластов в цитоплазму. Так, например, увеличение метки в аланине и органических кислотах не вызывает ускорения их оттока из хлоропластов. С другой стороны, транспорт таких метаболитов, как триозофосфат, ФГК и серин усиливается при увеличении радиоактивности этих веществ в хлоропластах.

Что касается внутриклеточного передвижения сахарозы, то, по-видимому, оно происходит только при сильном свете, когда наблюдается параллельное уменьшение радиоактивности сахарозы в хлоропластах и увеличение в цитоплазме. Поэтому, в отличие от имеющихся литературных данных (Heber, Willenbrink, 1964), у хлореллы образование сахарозы происходит главным образом в хлоропластах.

Рассмотрим, в каких метаболитах цитоплазмы обнаруживается радиоактивность. При низкой освещенности (10 тыс. лк) в цитоплазме радиоактивность найдена только в триозофосфатах (по величине R_f можно предполагать, что это диоксиацетонфосфат) и в дифосфатах сахаров. При 20 тыс. лк, кроме названных соединений, в цитоплазме обнаружены меченые ФГК, глутаминовая кислота, глицин. С увеличением интенсивности освещения состав меченых соединений в цитоплазме увеличивается; среди них можно обнаружить сахарозу, монофосфаты сахаров и органические кислоты. Возрастает и процент каждого меченого соединения, найденного в цитоплазме, от его общей радиоактивности в клетке. Это хорошо видно на примере дифосфатов сахаров, глицина и глутаминовой кислоты. В то же время процент радиоактивности триозофосфата и серина меняется менее закономерно. Это может быть объяснено быстрой метаболизацией названных соединений, в частности участием диоксиацетонфосфата в биосинтезе дифосфатов сахаров, которые в наших опытах накапливаются в цитоплазме.

Приведенные данные согласуются с представлениями Хебера (1972), который считает, что образование дифосфатов сахаров может происходить не только в хлоропластах, но и в цитоплазме, поскольку там активность альдолазы и триозофосфатизомеразы является достаточно высокой.

Таким образом, по изменениям радиоактивности транспортных метаболитов нельзя точно объяснить увеличение скорости их передвижения при усилении освещенности. Это связано с высокой скоростью метаболизма этих соединений. Однако можно сказать, что и при внутриклеточном транспорте нет прямой зависимости между скоростью передвижения ассимилятов и их концентрацией, так же как это отмечалось у высших растений при изучении транспорта сахаров из ассимилирующих клеток в проводящие пучки (Бровченко и Рябушкина, 1972). Это дает основание предполагать, что, так же как и в случае передвижения веществ через клеточные оболочки, их транслокация через мембраны хлоропласта может осуществляться посредством активного транспорта.

Одним из аргументов в пользу активного транспорта веществ через биологические мембраны является их движение против градиента концентрации. Однако при оценке внутриклеточного транспорта ассимилятов трудно определить истинный градиент концентрации веществ по обе стороны мембраны хлоропластов, так как практически невозможно экспериментально отделить структуры цитоплазмы, непосредственно окружающие хлоропласт.

Возвратимся теперь к энергетической роли света во внутриклеточном транспорте. Как уже указывалось выше, нами было обнаружено, что скорость перетока ассимилятов из хлоропластов зависит от нециклического фосфорилирования. В связи с этим были сделаны дальнейшие попытки оценить роль нециклического фосфорилирования как источника энергии для передвижения веществ из хлоропластов. Подавление нециклического потока электронов производилось (см. методику) двумя путями: либо в суспензию клеток добавлялся диурон (концентрация 5×

$\times 10^{-5}$M), либо из состава газовой среды исключался естественный акцептор нециклического потока электронов — углекислота. Как было показано в предварительных опытах, интенсивность фотосинтеза хлореллы при данной концентрации диурона была подавлена на 70—80%.

В атмосфере немеченой углекислоты (табл. 3) в цитоплазму передвигалось 6—10% содержащих метку метаболитов. При ингибировании нециклического фосфорилирования обоими примененными способами транспорт веществ был заторможен и меченые соединения в цитоплазме не обнаруживались.

ТАБЛИЦА 3

Влияние подавления нециклического фосфорилирования на транспорт ассимилятов из хлоропластов

Номер опыта	Условия опыта	Радиоактивность на 1 г сухого веса клеток			
		клетки	хлоропласты	цитоплазма	
		(имп./мин.) $\times 10^3$	(имп./мин.) $\times 10^3$	(имп./мин.) $\times 10^3$	процент от радиоактивности клеток
1	Контроль 1 (5 мин. фотосинтеза)	920	880	40	4
	Контроль 2 (15 мин. на свету в атмосфере CO_2)	1192	1057	125	11
	15 мин. на свету в атмосфере гелия	937	937	0	0
	15 мин. на свету+диурон	620	620	0	0
2	Контроль 1 (5 мин. фотосинтеза)	1143	1143	0	0
	Контроль 2 (15 мин. на свету в атмосфере CO_2)	1614	1514	100	7
	15 мин. на свету в атмосфере гелия	1677	1677	0	0
	15 мин. на свету+диурон	1170	1170	0	0

Таким образом, как и в предыдущей работе (Глаголева и др., 1973) показана связь скорости оттока ассимилятов из хлоропластов с работой нециклического фосфорилирования. Стимуляция нециклического фосфорилирования приводила к усилению оттока, напротив, ингибирование этого типа фосфорилирования вызывало замедление или остановку передвижения веществ.

Аналогичные данные о роли нециклического фосфорилирования в транспорте веществ из клеток в проводящие пучки были получены у высших растений (Plaut, Reinhold, 1969; Бровченко и Рябушкина, 1972).

Можно предполагать, что тесная зависимость внутриклеточного транспорта именно от нециклического фотофосфорилирования связана с тем, что в результате функционирования этого типа фосфорилирования возникает не только АТФ, но и восстановитель. По современным представлениям (Скулачев, 1972), процессы генерации АТФ и восстановителя участвуют в поддержании мембранного потенциала хлоропластов, которому отводится роль движущей силы в активном транспорте веществ.

Авторы приносят благодарность Е. К. Зубковой и студентке Уральского университета В. Г. Прибыловой, участвовавшим в постановке опытов и в обработке материалов.

ЛИТЕРАТУРА

Белан Н. Ф., З. Н. Абдурахманова. (1969). Разделение продуктов фотосинтеза методом хроматографии в тонких слоях. ДАН Тадж. ССР, 12, 10 : 61—64. — Бровченко М. И. и Н. А. Рябушкина. (1972). Вероятность сопряжения выхода сахаров из клеток мезофилла в свободное пространство с энергией фотофосфорилирования. Физиолог. раст., 19, 5 : 946—950. — Вознесенский В. Л., Л. А. Филиппова. (1969). Прибор для высушивания тканей путем вымораживания. Физиол. раст., 16, 5 : 954—956. — Вознесенский В. Л., О. В. Заленский, О. А. Семихатова. (1965). Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. — Глаголева Т. А., Л. А. Филиппова, Н. С. Мамушина, О. В. Заленский. (1973). Зависимость передвижения ассимилятов из хлоропластов от функционирования I и II фотосистем. В сб.: Транспорт ассимилятов и отложение веществ в запас в растениях. — Далецкая И. А., М. В. Чулановская. (1964). Влияние температуры на рост и фотосинтез хлореллы. Бот. ж., 49, 8 : 1147—1159. — Романов В. И., З. Г. Евстигнеева, В. Л. Кретович. (1965). О дегидрогеназах аминокислот у хлореллы. Прикл. биохим. и микробиол., I, 5 : 494—499. — Сапожников Д. И. (редактор). Пигменты пластид зеленых растений и методика их исследования. — Скулачев В. П. (1972). Трансформация энергии в биомембранах. — Филиппова Л. А. (1967). О методах выделения хлоропластов в неводную среду. Физиол. раст., 14 : 1107—1112. — Филиппова Л. А. и О. В. Заленский. (1971). Внутриклеточный транспорт ассимилятов при ингибировании окислительного фосфорилирования. В сб.: Биохимия и биофизика фотосинтеза: 181—186. — Хебер У. (1972). Взаимодействие в системе хлоропласт—клетка. В сб.: Теоретические основы фотосинтетической продуктивности. — Filippova L. A. a. O. V. Zalenskii. (1969). Intracellular localization of assimilates and their utilization in the process of respiration. Photosynthetica, 3 (2) : 104—111. — Hase E., S. Miyachi, S. Mihara. (1963). A preliminary note of the phosphorus compounds in chloroplasts and volutin granules isolated from *Clorella* cells. In «Studies on microalgae and photosynthetic bacteria.» : 619—626. — Hartt C. E. (1972). Translocation of carbon C^{14} sugarcane plant supplied with or deprived of phosphorus. Plant. physiol., 49, 4 : 569—571. — Heber U., J. Willenbrink. (1964). Sites of synthesis and transport of photosynthetic products within the leaf cell. Biochem. Biophys. Acta, 82 : 313—324. — Heber U., N. G. Pon a. M. Heber. (1963). Localization of carboxydismutase triosophosphate dehydrogenase in chloroplasts. Plant. physiol., 38, 3 : 355—359. — Lowry O., N. Rosenbroug, L. Farr, R. Randdall. (1951). Protein measurement with the Folin phenol reagent. J. biol. chem., 193 : 256—259. — Plaut Z., Z. Reinhold. (1969). Concominant photosynthesis implicated in the light effect on translocation in bean plants. Aust. J. Biol. Sci., 22 : 1105—1111.— Walker D. A. (1969). Permeability of the chloroplast envelope. In : Progress in Photosynthesis Research, 1 : 250—257.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 16 III 1973).

УДК 632.938 : 576.312.31 : 58 : 546.27

Ш. Хужаназаров, Г. П. Борщенко и Е. А. Шерстнев

ИММУНОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ГИСТОНОВЫХ КОМПОНЕНТОВ ХРОМАТИНА РАСТЕНИЙ ПРИ ДЕФИЦИТЕ БОРА

SH. KHUZHANAZAROV, G. P. BORSHCHENKO AND E. A. SHERSTNEV.
IMMUNOLOGICAL STUDY OF HISTONE COMPONENTS OF PLANT CHROMATIN
IN CONDITIONS OF BORON DEFICIT

Настоящая работа является продолжением серии исследований, посвященных изучению физиологической роли бора у растений, в частности, изучению структуры и функциональной активности хроматина при недостатке бора. Структурную и функциональную основу хроматина и хромосом составляют дезоксирибонуклеопротеиды, в которых одним из основных белковых компонентов являются гистоны. В настоящее время ведутся интенсивные исследования хроматина, однако работ с использованием иммунохимических методов крайне мало.

Серологические реакции обладают высокой специфичностью и чувствительностью. Универсальность систем, синтезирующих антитела в организме животных, позволяет получать антитела почти к любому белку растительного происхождения. Растительные белки не всегда обладают высокой антигенной активностью, поэтому применяются усилители иммунной реакции — так называемые адъюванты. Характерной особенностью иммунной сыворотки является высокая специфичность и чувствительность реакции с белком-антигеном in vitro. Удается обнаружить до 0.1 мкг растительного белка, т. е. такие количества, которые не могут быть обнаружены биохимическими методами.

В физиологии растений серологические методы используются успешно, но пока еще редко (Сафонов, 1964; Конарев и др., 1971).

Задачей настоящей работы было сравнительное иммунохимическое изучение некоторых свойств гистонов, выделенных из корней нормальных растений гороха и растений, выращенных при недостатке бора.

Растения выращивались в водной культуре на полном питательном растворе Кнопа (+В вариант) и на растворе Кнопа без бора (—В вариант) в течение 7 дней, до появления самых начальных признаков борного голодания. Хроматин из корней выделяли по методу Хуанг и Боннера (Huang a. Bonner, 1962). Гистоны экстрагировали 0.25 н HCl. Для анализа использовали гистоны, высушенные под вакуумом после осаждения ацетоном на холоду. В качестве подопытных животных для получения иммунных сывороток использовали кроликов.

Тотальные препараты гистонов и фракции f_1 (лизинбогатые гистоны) и f_3 (аргининбогатые гистоны), полученные разделением тотального гистона на колонке с карбоксиметилцеллюлозой, исследовали методом иммуноэлектрофореза. Иммуноэлектрофорез проводили в среде с 0.75% агарозой по методу Клоза (Kloz, 1962), буфер боратфосфатный pH 7.5, время электрофореза 65 мин., сила тока 15 мА. Иммуноэлектрофореграммы окрашивали кумасси синим с тиазином красным. Несколько иммуноэлектрофореграмм окрашивали зеленым прочным pH 8.1 — специфическим красителем на гистоны. При окрашивании обоими красителями обнаруживались одни и те же линии преципитации.

В использованных нами условиях тотальные препараты гистонов как из +В, так и из —В вариантов, разделенные электрофорезом и проявленные антисывороткой (As) против тотального гистона из +В варианта, обнаруживали 6 линий преципитации. При исследовании препаратов гистонов из корней —В варианта мы наблюдали некоторое изменение электрофоретической подвижности компонентов по сравнению с контрольным вариантом. Известно, что антитела образуются лишь в ответ на действие детерминантных групп вводимых белков антигенов (Ag), а не всей молекулы белка, и, таким образом, изменения в структуре аналогичных белков будут сказываться лишь на электрофоретической подвижности, тогда как иммунологическая реакция антиген—антитело сохраняется.

На иммуноэлектрофореграммах фракции гистонов f_1 и f_3, проявленных антисывороткой против тотального гистона +В варианта, были обнаружены 4 линии преципитации для фракции f_3 и 1 линия преципитации для фракции f_1. Другим авторам (Rümke a. Sluyser, 1966) также удалось получить одну линию преципитации для фракции f_1 при иммунизации кроликов этой фракцией из печени крысы.

Нами было обнаружено, что в —В варианте линия преципитации лизинбогатого гистона f_1 исчезает, тогда как все линии преципитации аргининбогатого гистона f_3 сохраняются. По данным многих авторов (Littau и др., 1965; Cole, 1967; Конарев и др., 1967; Георгиев и др., 1967; Mirsky и др., 1968), переход эухроматина в гетерохроматин и наоборот происходит за счет присоединения или сбрасывания лизинбогатых гистонов. Лизинбогатым гистонам сейчас приписывают большую роль в поддержании структуры хроматина; считают, что они образуют связи между элементарными нитями ДНП.

Итак, из полученных нами данных можно сделать следующие выводы: 1) гистоны из корней проростков гороха обладают хорошей антигенной активностью; 2) гистоны из растений —В варианта несколько отличны от гистонов нормальных растений, что выражается в изменении электрофоретической подвижности компонентов тотального препарата гистона; фракция f_1 не обнаруживается на иммуноэлектрофореграммах.

По-видимому, при недостатке бора происходят нарушения структуры хроматина за счет разрыхления и потери ряда гистоновых компонентов.

ЛИТЕРАТУРА

Георгиев Г. П., Ю. В. Ильин, А. С. Тихоненко. (1967). Получение и свойства хромосомных ДНП-компонентов. Молекулярная биология, 1, 6 : 816. — Конарев В. Г., Ш. Я. Гилязетдинов, С. Л. Тютерев, Б. Х. Буракаева, З. Г. Тома. (1967). Нуклеиновые кислоты и белки хроматина растений. (Сб.) : 135. — Конарев В. Г., Сидорова В. В., И. П. Гаврилюк. (1971). Иммунохимическая специфичность гистонов растений. ДАН СССР, 197, 1 : 223. — Сафонов В. И. (1964). Серологические методы исследования белков и перспективы их применения в биохимии и физиологии растений. Успехи биол. химии, 6 : 304—331. — Cole A. (1967). Chromosome structure. Experimental biophysics. Series of advances, 1. — Huang R. C. a. J. Bonner. (1962). Histones, a suppressor of chromosomal RNA synthesis. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 48, 7 : 1216. — Kloz I. (1962). An investigation of the proteincharacters of four *Phaseolus* species with special reference to the question of their phylogenesis. Biologia plantarum, 4 (2). — Littau V. C., C. I. Burdick, V. G. Allfrey, A. E. Mirsky. (1965). The role of histones in the maintenance of chromatin structure. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 54 : 1204—1212.— Mirsky A. E., C. I. Burdick, E. H. Davidson, V. C. Littau. (1968). The role of lysine-rich histone in maintenance of chromatin structure in metaphase chromosoms. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 61, 2, 592. — Rümke Ph. a. M. Sluyser. (1966). Antigenicity of histones. Biochem. J., 101, 1 c : 265—266.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 28 V 1973).

УДК 582.33 (—17) (47+57)

Р. Н. Шляков

НЕКОТОРЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ИЗУЧЕНИЯ ПЕЧЕНОЧНЫХ МХОВ ЕВРОПЕЙСКОГО И ЗАПАДНОСИБИРСКОГО СЕВЕРА СССР

R. N. SHLYAKOV. SOME RESULTS OF THE STUDY OF *HEPATICAE* FROM THE EUROPEAN AND WEST SIBERIAN NORTH OF THE U. S. S. R.

В статье освещаются основные результаты работы над монографией, посвященной печеночным мхам севера европейской части СССР и Западной Сибири. Дается обоснование проведенной работы, излагаются принципы, положенные в основу ее. Основная часть данного сообщения — обзор видового состава печеночников данной территории с указанием распространения в ее пределах приводимых видов. Указываются виды, новые для территории СССР и для территории, охватываемой монографией. Характеризуются уточнения, внесенные автором в трактовку видов и в их отличительные признаки.

Анализируя очередные задачи в области классификации растительности, В. Д. Александрова (1968 : 38) подчеркивает, что «. . . ввиду большого значения споровых компонентов сообществ и их диагностической значимости при классификации, особенно в северных лесах, болотах и тундрах», необходимо «. . . обратить серьезное внимание на изучение фитоценотической роли споровых растений в сообществах и составление полных списков при производстве геоботанических описаний».

Хотя значение печеночных мхов в растительных сообществах не может быть приравнено к значению листостебельных мхов, все же они играют существенную роль в ряде ассоциаций таежной и особенно тундровой зоны, а также зоны арктических пустынь и горных районов Севера. В особенности это относится ко многим ассоциациям влажных и болотистых мест, таких как основания склонов с поздно стаивающим снегом в горах и в равнинных тундрах, некоторые болота — как евтрофные, так и олиготрофные, берега речек и ручьев, влажные склоны и скалы, влажные слабо задернованные субстраты.

Поэтому положение Александровой полностью относится и к печеночным мхам. Между тем не только изучение фитоценотической роли печеночных мхов, но и учет их весьма затруднен, поскольку руководств для их определения, которые стояли бы на уровне современных знаний о них, для севера СССР по существу нет.

Единственный имеющийся «Определитель печеночных мхов севера европейской части СССР» Л. И. Савич и К. И. Ладыженской (1936), в котором подытожены результаты прежних исследований флоры печеночных мхов не только европейского севера СССР, но в значительной мере и других районов страны, сыграл, несомненно, большую роль в изучении этой флоры. Однако, кроме того, что этой книги давно нет в продаже, она уже значительно устарела. Это относится не только к принятой в определителе системе, которая за последние десятилетия претерпела весьма существенные изменения, но и к видовому составу включенных в определитель печеночных мхов. Достаточно сказать, что в нем отсутствуют один род — *Cryptothallus* Malmb. и 42 или 43 вида, т. е. примерно 20% от общего числа 212 или 213 видов, найденных к настоящему времени на территории, охватываемой определителем, и указываемых для нее в литературе. Одни из них не были к тому времени описаны или включались в другие виды в качестве разновидностей или форм, остальные не были найдены не только на этой территории, но и в соседних с ней районах, поэтому не приводятся даже предположительно. Кроме того, по этой книге не могут быть правильно определены и некоторые формы видов, включенных в нее, например крупные формы *Jungermannia atrovirens* Dum., трактуемые обычно как особый вид — *J. tristis* Nees; разновидности *Leiocolea heterocolpos* (Thed.) Buch без прямостоячих побегов, несущих выводковые почки; значительная часть форм широкораспространенной в европейской Арктике и по крайней мере на западе нашей Субарктики *Lophozia murmanica* Kaal. Хотя все это в полной мере выяснилось лишь к настоящему времени, уже ранее было ясно, что «Определитель» не может удовлетворять современным требованиям, предъявляемым к таким пособиям.

Исходя из этого, нами и была предпринята критическая обработка печеночников севера СССР, которая теперь завершена.

Написание монографии-руководства по печеночникам Севера в настоящее время мы считаем тем более своевременным, что за последние примерно два десятилетия зарубежными гепатикологами проделана большая и ценная работа как по исследованию флоры печеночников северных частей Северного полушария, так и по изучению печеночников Южного полушария. Результатом последней является выяснение ряда вопросов филогении печеночников, что в свою очередь обеспечило возможность создания достаточно обоснованной, по нашему мнению, классификации класса (Schuster, 1966).

Хотя работа основывалась в первую очередь на сборах из Мурманской области, ограничивать монографию территорией области было совершенно нецелесообразно. Ибо, с одной стороны, важно по возможности расширить территорию, на которую она рассчитана, чтобы ею могло пользоваться максимально возможное число лиц. С другой стороны, в значительной части видовой состав печеночников является общим для всего севера СССР, т. е. для таежной и тундровой зон ее (особенно если принимать во внимание горные районы и районы выхода коренных горных пород); мало также и видов, свойственных северу Западной Сибири, но отсутствующих на европейском Севере. Поэтому мы признали наиболее целесообразным включить в территорию, охватываемую монографией, север Западной Сибири. Таким образом, она охватывает всю территорию европейской части СССР и Западной Сибири, лежащую к северу от южной границы таежной зоны, или, что то же, подзоны южной тайги, включая острова европейской и западносибирской Арктики.

Кроме печеночников в узком смысле, т. е. представителей класса *Hepaticae*, в монографии рассматриваются и антоцеротовые (*Anthocerotae*), в последнее время справедливо выделяемые в отдельный класс.

Перед монографией ставились два основных требования: обеспечить возможно более точное определение родов и видов печеночников и соответствовать современному уровню знаний о печеночниках.[1] Поэтому основной упор мы сделали на изучение признаков видов и родов прежде всего у стерильных растений и на вопросы систематики как внутри отдельных групп, так и в пределах класса *Hepaticae* в целом. Надо сказать, что выполнение первого требования явилось делом отнюдь не легким. Это связано прежде всего с тем, что для различения многих родов и даже видов в существующих руководствах даются такие признаки, как размещение гаметангиев, строение защитных органов развивающегося спорогона — периантиев, строения оберток, плодовых мешков и другие, которые у очень часто встречающихся стерильных растений не могут быть определены; с другой стороны, при большой изменчивости многих видов некоторые формы их не могут быть правильно определены по существующим руководствам, поскольку признаки их выходят за рамки установленных для них характеристик. Поэтому обязательным условием работы над монографией явилось изучение изменчивости большого числа видов. В этом отношении наша монография, как нам представляется, вполне соответствует требованиям, предъявляемым к «Флорам».

Значительно меньшее внимание мы уделили точному фиксированию распространения видов в пределах территории. Частично это связано с отрывочностью данных о распространении видов печеночников в нашей стране, с недостаточностью сборов на ее территории. Вместе с тем мы сочли целесообразным не вдаваться в изучение всех гербарных материалов, разбросанных по разным учреждениям, а дать возможно быстрее полноценное руководство для их определения.

Основой монографии является систематическая часть. Исходными материалами, послужившими для установления состава видов, включаемых в него, явились прежде всего «Определитель» Л. И. Савич и К. И. Ладыженской (1936); капитальная флора печеночников Европы К. Мюллера (Müller, 1951—1958); флора печеночников Феннюскандии С. Арнелля (Arnell, 1956), в которых в той или иной степени отражается распространение видов на нашей территории, по данным, имевшимся в распоряжении авторов этих работ. Кроме того, использованы работы, особенно более поздние, касающиеся флоры печеночных мхов отдельных районов территории (Auer, 1944; Arnell, 1947; Абрамов и др., 1965; Короткевич, 1965, и некоторые другие), а также ряд статей о распространении отдельных видов печеночников.

Данные этих работ были дополнены материалами наших исследований на территории Мурманской области, а также результатами критического просмотра и определения сборов других исследователей как из Мурманской области, так и из других частей рассматриваемого района, имеющихся в гербариях Полярно-альпийского ботанического сада (ПАБС) и Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН). Еще более пополнил наши сведения о видовом составе печеночников района ряд статей, вышедших в 1971 г. (Ладыженская; Жукова; Ложкина; Ахминова и Жукова) и в 1972 г. (Ладыженская и Жукова; Жукова).

Характеристики видов были составлены как на основе описаний в существующих «Флорах», так и в результате изучения гербарных образцов каждого вида, а для многих видов также и живых растений; материалы изучения во многих случаях дополнили и уточнили литературные данные, особенно в отношении изменчивости видов, а также характеристики масляных телец (важный признак при определении печеночников). Образцы видов, отсутствующих в гербариях ПАБС и БИНа, были получены нами частично от Д. К. Зерова, в основном же из ряда зарубежных гербариев, наибольшее число образцов — из отдела палеоботаники Шведского естественноисторического музея (Naturhistoriska Riksmuseum, Paleobotaniska avdelningen, Stockholm); ряд образцов получен из Ботанического музея Копенгагенского университета (Universitetets Botaniske Museum, København), из Института систематики растений Университета в Упсале (Institute of Systematic Botany, Uppsala), из Ботанического музея Бергенского университета (Universitetet i Bergen, Botanisk Museum), из ботанического сада и музея Цюрихского университета (Botanischer Garten und Museum der Universität Zürich). Кураторам перечисленных учреждений мы выражаем глубокую признательность. Образцы некоторых видов были даны нам К. И. Ладыженской, которой также выражаем искреннюю благодарность.

---

[1] Это в первую очередь касается принимаемых принципов классификации печеночных мхов.

Всего на изучаемой территории выявлены, по всем доступным нам материалам, 225 видов (в том числе 3 вида антоцеротовых), относящихся к 75 родам (2 антоцеротовых) и 34 семейства (одно — антоцеротовое). Нами принята узкая трактовка родов, близкая к трактовке Буха (Buch, 1933, 1936),[1] Арнелля (Arnell, 1956),[1] и отчасти Д. К. Зерова (1964).[2] Концепция вида и внутривидовых единиц в основном соответствует прежним высказываниям автора по этим вопросам (Шляков, 1956). Но в отношении печеночников особое значение приобретает сильная изменчивость видов в связи с высокой приспособляемостью к различным условиям произрастания. Тщательный анализ показал, что некоторые общепризнанные виды в действительности связаны промежуточными формами с другими видами; это заставляет рассматривать их лишь как экологически обусловленные группы модификаций или в некоторых случаях как разновидности. К таким «видам» мы относим *Barbilophozia hatcheri* (Evans) Loeske, *Jungermannia tristis* Nees, *Plectocolea subelliptica* (Lindb.) Evans и *Marsupella sprucei* (Limpr.) H. Bern., которые мы считаем формами или разновидностями соответственно *Barbilophozia lycopodioides* (Wallr.) Loeske, *Jungermannia atrovirens* Dum., *Plectocolea obovata* (Nees) Mitt. и *Marsupella ustulata* (Hüb.) Spruce.[3]

С другой стороны, мы восстанавливаем видовую самостоятельность двух видов — *Lophozia murmanica* (80 — № 80 нашего списка), и *L. jurensis* (83), которые считались синонимами соответственно *L. wenzelii* (Müller, 1951—1958) или *L. groenlandica* (Nees) Macoun (Schuster, 1969, и др.) и *L. excisa*. Показательно, что они вторично были описаны из Северной Америки или из Гренландии как новые виды — *L. heteromorpha* Schust. et Damsh. и *L. latifolia* Schust. Нами подтверждена и дополнительно обоснована видовая самостоятельность *Scapania praetervisa* Meyl. Кроме того, выявлен и описан новый для науки вид — *Lophozia savicziae* Schljak.

Поскольку мы стремились обеспечить возможность определения видов и родов печеночников по признакам стерильных растений, большое внимание уделено нами изучению различий между близкими видами и в некоторых случаях близкими родами по признакам гаметофита. В результате уточнены различия между многими близкими видами или родами для растений не только без спорогонов, но и без гаметангиев и их защитных органов.

Это касается видов *Pellia* (4, различия по строению клеточной сети верхнего эпидермиса); *Anthelia* (13, различия по строению клеточной сети листьев); *Leiocolea* (28, различия между стерильными растениями обоеполой *L. gillmanii* и двудомных *L. bantryensis* и *L. collaris* по форме листьев — нужно отметить, что приводимые в литературе различия по величине клеток листьев между двумя первыми и последним видом ненадежны); *Marsupella* (46, найдены надежные различия между *M. emarginata* и *M. robusta*); *Scapania* (49, уточнены различия между *S. irrigua* и формами

---

[1] За исключением разделения родов *Scapania* Dum. и *Barbilophozia* Loeske.

[2] В отношении рода *Solenostoma* Mitt.

[3] Подробнее о виде и внутривидовых единицах у печеночников см. Шляков, 1972б.

S. paludicola со слабо изогнутым килем листа — форма нижней и верхней «лопастей» листьев, характер прикрепления верхней «лопасти», а также между *S. nemorea* и *S. crassiretis* Bryhn — характер зубцов края листьев [1].

В роде *Cephalozia* (22) уточнены признаки видов *C. bicuspidata* и *C. ambigua*. Как показало изучение материала, признаки, по которым разделяются эти два вида, и прежде всего размеры клеток середины листьев, не являются устойчивыми: мелкие, тундровые и высокогорные формы *C. bicuspidata*, по крайней мере частично соответствующие *C. bicuspidata* var. *atra* H. Arnell (по Мюллеру [Müller, 1951—1958], синоним *C. ambigua*), могут иметь сравнительно мелкие клетки середины листьев, всего лишь 22—25 мкм дл. и (20) 22—24 мкм шир., тогда как у крупных растений *C. ambigua* клетки достигают 30—32 мкм дл. и в отдельных случаях 26—30 мкм шир. При малых размерах растений и мелких клетках листьев более надежный признак — форма листьев (листья у *C. bicuspidata* с наибольшей шириной в нижней трети, у *C. ambigua* — не ниже границы между нижней и средней третями) и в меньшей степени надежна ширина клеток спинной поверхности стебля. Выявлены существенные различия между *C. bicuspidata* и *C. lacinulata* (Jack) Spruce, считающимися близкими между собой и почти не различимыми без периантиев (ср. Müller, 1951—1958 : 1085; Зеров, 1964 : 198); различный характер прикрепления листьев свидетельствует о том, что эти виды не являются близкородственными.

В роде *Chiloscyphus* (51) даются новые признаки для разграничения видов *C. polyanthus* и *C. rivularis* (прежде всего характер края листьев), а также видов *C. pallescens* и *C. fragilis* (угол отхождения заднего края листьев, размеры хлоропластов), поскольку размеры клеток листьев у них — признак достаточно шаткий. В роде *Plagiochila* (56) выявлен более существенный признак для отграничения *P. major* от *P. asplenioides*, чем величина растений, которая у обоих видов варьирует в довольно широких пределах; этот признак — характер клеточной сети основания листьев, наличие у *P. major* полос из удлиненных клеток, лучеобразно расходящихся из середины основания. Выяснилась неустойчивость размеров клеток у *P. arctica* — признака, обычно фигурирующего в качестве отличительного для вида. Основное отличие его от *P. asplenioides* — почти округлая форма всегда цельнокрайных стеблевых листьев с почти не низбегающим передним краем.

Со значительными трудностями связано определение северных видов рода *Lophozia* s. str. — одного из наиболее распространенных на севере таежной зоны и в тундрах. Найдены новые систематически важные признаки, которые должны быть в значительной мере положены в основу различения видов (их мы предполагаем осветить в особой статье в «Ботаническом журнале»).

У маршанциевых печеночников (*Marchantiidae*), среди которых некоторые близкие роды различаются по признакам архегониальных подставок, нередко у них отсутствующих, даны (применительно к представленным у нас видам) признаки стерильных растений для разграничения родов *Mannia* (63) и *Asterella* (64): форма брюшных чешуек, характер их клеточной сети; родов *Athalamia* (66), *Sauteria* (67) и *Peltolepis* (68): характер поперечного среза слоевища, форма брюшных чешуек.

Мы думаем, что существенно облегчат определение видов оригинальные иллюстрации для каждого вида, выполненные для монографии А. В. Домбровской. Они отражают как общий облик растений вида, так и характерные детали их. Для более легкого сравнения близких видов в пределах одного рода, а нередко и в рамках одного семейства, рисунки по возможности даются в одном увеличении.

В выборе системы классификации печеночников мы руководствовались положением о первичности среди листостебельных печеночников (*Jungermanniales acrogynae* старых авторов) прямостоячих, трехрядно облиственных форм радиального строения, принимаемым если не всеми, то большинством современных гепатикологов. Что касается анакрогинных юнгерманниевых печеночников (*Jungermanniales anacrogynae* старых авторов), то по крайней мере у части их эволюция происходила, вероятно, от облиственных форм к настоящим слоевищным. При этом мы считаем более убедительной гипотезу о происхождении печеночных мхов, как и мохообразных вообще, не непосредственно от водорослевых предков, а от первичных наземных растений (Schuster, 1966, и др.). В пользу этой гипотезы свидетельствует наличие рудиментарных структур (проводящей ткани, устьиц) у несомненно примитивных таксонов (*Anthocerotae*, *Haplomitriaceae*), а также сокращение числа слоев стенки коробочки спорогона, прослеживаемое от примитивных семейств к более продвинутым (подробно эти вопросы мы предполагаем разобрать в специальной статье).

---

[1] На этом основании отвергаются литературные данные о наличии *S. nemorea* в Приамурье.

Исходя из сказанного, мы принимаем систему, предложенную Р. М. Шустером (Schuster, 1966), с изменениями, внесенными автором (Шляков, 1972а).

Ниже мы даем систематический обзор флоры печеночных мхов территории монографии (до долготы р. Енисей) с указанием географического распространения видов на ней по имеющимся у автора данным (для видов с единичными известными местонахождениями приводятся эти местонахождения или конкретный район, для которого вид указывается). Знаком (!) отмечены сборы автора, им же определенные (в этих случаях фамилия собравшего не указывается), а также (после фамилии собравшего) сделанные автором определения гербарных экземпляров, собранных другими исследователями.

КЛАСС I. *ANTHOCEROTAE*

Сем. *Anthocerotaceae* Dum. corr. Trev.

1. *Aspiromitus* Steph. emend. Goeb. (*Anthoceros* L. sensu Prosk.).
   1. *A. cavernosus* (Nees) Schljak. [*Anthoceros punctatus* var. *cavernosus* (Nees) Gott. et al.] — указывается для подзоны южной тайги и юга подзоны средней тайги запада территории.
2. *Anthoceros* L. s. str. (*Phaeoceros* Prosk.).
   2. *A. laevis* L. s. str. (*Ph. laevis* subsp. *laevis* Prosk.) — единично в подзоне южной тайги запада территории [ст. Лаврики близ Ленинграда—Ладыженская (!)].[1]
   3. *A. carolinianus* Michx. (*Ph. laevis* subsp. *carolinianus* Prosk.) — подзона южной тайги запада территории (указывается для Ленинградской обл.).

КЛАСС II. *HEPATICAE*

Подкласс I. *Jungermanniidae* Engl., Schiffn., corr. Zerov

Надпорядок I. *Haplomitrianae* Schljak.

Порядок 1. *Haplomitriales* Buch

Сем. 1. *Haplomitriaceae* Děd.

1. *Haplomitrium* Nees
   1. *H. hookeri* (Sm.) Nees — единично в подзоне южной тайги на западе территории (известен для Карельского перешейка).

---

[1] Растения двудомные, следовательно, должны быть отнесены к этой, по Проскауеру, средиземноморско-атлантической расе.

Надпорядок II. *Metzgerianae* (Chalaud) Schljak.

Порядок 2. *Fossombriniales* (Schust.) Schljak.

Сем. 2. *Fossombroniaceae* Cas.-Gil

2. *Fossombronia* Raddi.
   2. *F. foveolata* Lindb. — запад европейской части СССР, на север до середины подзоны северной тайги.
   3. *F. wondraczekii* (Corda) Dum. — европейская часть СССР, на север до подзоны средней тайги.

Порядок 3. *Metzgeriales* Chalaud emend. Schljak.

Подпорядок А. *Pelliineae* Schust. ex Schljak.

Сем. 3. *Blasiaceae* Dum.

3. *Blasia* L.
   4. *B. pusilla* L. всюду, кроме высокой Арктики.

Сем. 4. *Pallaviciniaceae* Cas.-Gil

4. *Moerckia* Gott.
   5. *M. blyttii* (Mörch) Brockm. — изредка на севере территории, от подзоны северной тайги в Карельской АССР до Новой Земли.
   6. *M. hibernica* (Hook.) Gott. (incl. var. *flotoviana* De Sloov.) — изредка от подзоны южной тайги до горнотундрового пояса.

Сем. 5. *Pelliaceae* Cas.-Gil

5. *Pellia* Raddi.
   7. *P. epiphylla* (L.) Corda (incl. var. *borealis* (K. Müll.) Schljak.) — известен для запада европейской части СССР, от позоны южной тайги до тундровой зоны на севере Мурманской обл. и для Приполярного Урала, на Севере редко.[1]
   8. *P. neesiana* Limpr. — всюду, кроме высокой Арктики.
   9. *P. endiviifolia* (Dicks.) Dum. — в разных частях территории в местах распространения карбонатных пород, на север до подзоны северной тайги (юг Кольского п-ова (!), Приполярный Урал — Кильдюшевский(!)).

Подпорядок Б. *Metzgeriineae* Schust.

Сем. 6. *Aneuraceae* Limpr.

6. *Aneura* Dum. emend. Grolle
   10. *A. pinguis* (L.) Dum. — спорадически всюду.
7. *Riccardia* S. Gray.
   11. *R. incurvata* Lindb. — редко на западе территории, от подзоны южной тайги (Карельский перешеек) до подзоны северной тайги (запад Кольского п-ова).
   12. *R. multifida* (L.) S. Gray — всюду, от подзоны южной тайги (Карельский перешеек, окрестности Тобольска) до севера таежной зоны (запад Кольского п-ова), но редко.
   13. *R. chamaedrifolia* (With.) Grolle (*R. sinuata* Trev.) — редко на западе территории, от подзоны южной тайги до севера таежной зоны (юг Кольского п-ова(!)).
   14. *R. latifrons* (Lindb.) Lindb. — повсеместно, кроме высокой Арктики.
   15. *R. palmata* (Hedw.) Garruth. — подзоны южной и средней тайги.
8. *Cryptothallus* Malmb.
   16. *C. mirabilis* Malmb. — подзона южной тайги на западе территории, единично (Карельский перешеек, юг Карельской АССР).

---

[1] Вопреки указаниям Мюллера (1951—1958), всюду отмечены только растения с признаками var. *epiphylla*.

Сем. 7. *Metzgeriaceae* Limpr.

9. *Apometzgeria* Kuw.
    17. *A. pubescens* (Schrank) Kuw. — единично, юг подзоны средней тайги к северу от Вологды, южная тайга в Западной Сибири.
10. *Metzgeria* Raddi
    18. *M. furcata* (L.) Dum. — запад европейской части СССР, на север до подзоны северной тайги, изредка.

Надпорядок III. *Jungermannianae* Schljak.

Порядок 4. *Ptilidiales* (Schust.) Schljak.

Подпорядок А. *Herbertineae* Schust. emend. Schljak.

Сем. 8. *Blepharostomataceae* K. Müll. ex Schust.

11. *Lophochaete* Schust.
    19. *L. fryei* (H. Perss.) Schust. (*Pseudolepicolea fryei* Grolle et Ando) — единично в тундровой зоне Западной Сибири (п-ов Ямал).
12. *Blepharostoma* (Dum.) Dum.
    20. *B. trichophyllum* (L.) Dum. — повсеместно, в тундровой зоне — var. *brevierete* Bryhn et Kaal.

Сем. 9. *Antheliaceae* Schust.

13. *Anthelia* Dum.
    21. *A. julacea* (L.) Dum. — север таежной зоны и тундровая зона (достоверно известен для запада территории).
    22. *A. juratzkana* (Limpr.) Trev. — главным образом тундровая зона и горнотундровый пояс территории.

Подпорядок Б. *Ptilidiineae* Schust.

Сем. 10. *Ptilidiaceae* Limpr.

14. *Ptilidium* Nees
    23. *P. ciliare* (L.) Hampe — повсеместно, на юге редко.
    24. *P. pulcherrimum* (Web.) Hampe — лесная часть территории.

Сем. 11. *Trichocoleaceae* Nakai

15. *Trichocolea* Dum. corr. Nees
    25. *T. tomentella* (Ehrh.) Dum. — подзона южной тайги и юг подзоны средней тайги на западе территории.

Порядок 5. *Lepidoziales* Schljak.

Подпорядок А. *Lepidoziineae* Schust.

Сем. 12. *Lepidoziaceae* Limpr.

16. *Lepidozia* (Dum.) Dum.
    26. *L. reptans* (L.) Dum. — повсеместно в лесной части территории.
17. *Microlepidozia* (Spruce) Jorg.
    27. *M. pauciflora* (Dicks.) Schljak. [*Telaranea setacea* (auct. non Web.). K. Müll., *Kurzia pauciflora* Grolle] — запад европейской части СССР на север до подзоны северной тайги, до средних частей Мурманской обл.
18. *Bazzania* S. Gray.
    28. *B. trilobata* (L.) S. Gray — подзона южной тайги и юг подзоны средней тайги на западе европейской части СССР.
    29. *B. tricrenata* (Wahlenb.) Trev. — единично на юге Карельской АССР (север подзоны южной тайги или юг средней тайги).

Сем. 13. *Calypogeiaceae* (K. Mull.) H. Arnell

19. *Calypogeia* Raddi
    30. *C. suecica* (Arn. et Perss.) K. Müll. — запад европейской части СССР до южной части подзоны северной тайги.
    31. *C. sphagnicola* (Arn. et Perss.) Warnst. et Loeske — лесная часть, от южной до северной тайги, вид известен только для европейской территории.
    32. *C. muellerana* (Schiffn.) K. Müll. — европейская часть СССР, на север до подзоны северной тайги (Мурманская обл.).
    33. *C. trichomanis* (L.) Corda — известен для подзоны южной тайги на западе территории.
    34. *C. integristipula* Steph. (*C. meylanii* Buch — по-видимому, всюду, на север до южных частей тундровой зоны.
    35. *C. neesiana* (Mass. et Car.) K. Müll. — то же, но несколько реже.

Подпорядок Б. *Cephaloziineae* Schljak.

Сем. 14. *Cephaloziaceae* Cavers emend. H. Arnell

20. *Hygrobiella* Spruce
    36. *H. laxifolia* (Hook.) Spruce — изредка на западе европейской части СССР в подзоне средней тайги Карельской АССР и в горнотундровом поясе Мурманской обл.
21. *Pleuroclada* Spruce
    37. *P. albescens* (Hook.) Spruce — лесотундра, тундры и высокогорья, европейская часть СССР.
22. *Cephalozia* Dum
    38. *C. ambigua* C. Mass. — в основном тундры и высокогорья.
    39. *C. bicuspidata* (L.) Dum. — повсеместно.
    40. *C. pleniceps* (Aust.) Lindb. — всюду, кроме высокой Арктики.
    41. *C. lunulifolia* (Dum.) Dum. (*C. media* Lindb., incl. *C. affinis* Lindb.) — повсеместно, на север до Новой Земли.
    42. *C. connivens* (Dicks.) Spruce — подзоны южной и средней тайги европейской части СССР.
    43. *C. loitlesbergeri* Schiffn. — запад европейской части СССР, на север до севера таежной зоны.
    44. *C. leucantha* Spruce — известен для европейской части СССР, преимущественно на севере таежной зоны и в тундровой зоне.
    45. *C. macounii* (Aust.) Aust. — редко, подзона средней тайги (юг Карельской АССР).
23. *Cladopodiella* Buch
    46. *C. fluitans* (Nees) Buch — повсеместно в лесной части территории.
    47. *C. francisci* (Hook.) Buch — запад европейской части СССР, от южной тайги до лесотундры.

Сем. 15. *Odontoschismataceae* K. Müll.

24. *Odontoschisma* (Dum.) Dum.
    48. *O. denudatum* (Mart.) Dum. — южная тайга запада европейской части СССР.
    49. *O. elongatum* (Lindb.) Evans — запад европейской части СССР от подзоны средней тайги до юга тундровой зоны.
    50. *O. macounii* (Aust.) Und. — тундровая зона и горнотундровый пояс территории.

Сем. 16. *Cephaloziellaceae* Douin

25. *Cephaloziella* (Spruce) Schiffn.[1]
    51. *C. elachista* (Jack) Schiffn. — южная и средняя тайга европейской части СССР.

---

[1] Распространение видов этого рода слабо изучено.

52. *C. spinigera* (Lindb.) Jørg. emend. Schust. (*C. subdentata* Warnst.) — главным образом в тундровой зоне, до Новой Земли, но встречается и к югу от территории до зоны широколиственно-хвойных лесов.
53. *C. divaricata* (Sm.) Schiffn. — от южной тайги до тундровой зоны.
54. *C. stellulifera* (Carring. et Pears.) Schiffn. — приводится для подзоны южной тайги Западной Сибири (окрестности Тобольска).
55. *C. arctica* Bryhn et Douin — зона арктических пустынь и тундровая зона, горнотундровый пояс Севера.
56. *C. hampeana* (Nees) Schiffn. — повсеместно от юга территории до юга тундровой зоны.
57. *C. rubella* (Nees) Warnst. — то же.
58. *C. integerrima* (Lindb.) Warnst. — подзона средней тайги, на юге Карельской АССР (оригинал).

Порядок 6. *Lophoziales* Schljak.

Подпорядок А. *Lophoziineae* Schljak.

Сем. 17. *Lophoziaceae* Cavers

26. *Tetralophozia* (Schust.) Schljak.
    59. *T. setiformis* (Ehrh.) Schljak. (*Chandonanthus setiformis* Lindb.) — районы выходов коренных горных пород, главным образом в высокогорных районах и на севере территории.
27. *Barbilophozia* Loeske
    60. *B. quadriloba* (Lindb.) Loeske — от подзоны средней тайги до зоны арктических пустынь, на юге редко.
    61. *B. kunzeana* (Hüb.) K. Müll. — вся территория, к югу реже.
    62. *B. floerkei* (Web. et Mohr) Loeske — европейская часть СССР до юга тундровой зоны.
    63. *B. atlantica* (Kaal.) K. Müll. — лесотундра, тундровая зона.
    64. *B. attenuata* (Mart.) Loeske (*B. gracilis* K. Müll.) — лесная часть территории, на севере редко.
    65. *B. binsteadii* (Kaal.) Loeske — лесотундра, тундровая зона.
    66. *B. elongata* (Lindb.) Schljak. (*Orthocaulis elongatus* Evans) — приводится для Земли Франца-Иосифа (о. Земля Александры).
    67. *B. lycopodioides* (Wallr.) Loeske (incl. var. *hatcheri* [Evans] Schljak.) — вся территория, к югу реже.
    68. *B. barbata* (Schmid.) Loeske — вся территория, кроме высокой Арктики.
28. *Leiocolea* (K. Müll.) Buch[1]
    69. *L. rutheana* (Limpr.) K. Müll. — изредка от подзоны средней тайги до Новой Земли.
    70. *L. gillmanii* (Aust.) Evans — то же.
    71. *L. bantryensis* (Hook.) Jørg. — изредка в материковых частях изучаемой территории, от юга ее до подзоны северной тайги.
    72. *L. collaris* (Nees) Schljak. (*L. muelleri* Jørg.) — изредка на западе европейской части СССР, на север до юга тундровой зоны.
    73. *L. heterocolpos* (Thed.) Buch — всюду до севера тундровой зоны.
    74. *L. badensis* (Gott.) Jørg. — известен для севера таежной зоны и для тундровой зоны, но встречается и к югу от территории; на востоке известен до Северного Урала; редко.
29. *Obtusifolium* (Buch) S. Arnell
    75. *O. obtusum* (Lindb.) S. Arnell — от южной границы территории до юга тундровой зоны.
30. *Massula* (K. Müll.) Schljak. (*Lophozia* subgen. *Massula* K. Müll.).
    76. *M. laxa* (Lindb.) Schljak. (*Lophozia marchica* Steph.) — единичные местонахождения на западе европейской территории: Ка-

---

[1] Виды этого рода в основном связаны с карбонатными грунтами.

рельский перешеек в подзоне южной тайги; Кольский п-ов в подзоне северной части (!).

77. *M. grandiretis* (Lindb.) Schljak. — изредка от подзоны северной тайги (северо-запад Карельской АССР; Кольский п-ов (!)) до Земли Франца-Иосифа.
78. *M. incisa* (Schrad.) Schljak. — всюду, кроме высокой Арктики.
79. *M. opacifolia* (Culm.) Schljak. — горнотундровый пояс Хибинских гор, нередко; Новая Земля.

31. *Lophozia* Dum. s. str.

80. *L. murmanica* Kaal. — север таежной зоны, тундровая зона, горнотундровый пояс (Мурманская обл., часто, острова Арктики, Северный Урал).
81. *L. savicziae* Schljak. — Кольский п-ов, изредка.
82. *L. major* (C. Jens.) Schljak. (*L. alpestris* var. *major* (C. Jens.) K. Müll.) — единично в подзоне северной тайги на юго-западе Мурманской обл. (!).
83. *L. jurensis* Meyl. — изредка в лесотундре, тундровой зоне и горнотундровом поясе Мурманской обл., вероятно, будет найден и восточнее.
84. *L. excisa* (Dicks.) Dum. — спорадически повсюду.
85. *L. perssonii* Buch et S. Arn. — единично в подзоне северной тайги на северо-западе Карельской АССР.
86. *L. ventricosa* (Dicks.) Dum. (incl. var. *silvicola* (Buch) Jones) — повсеместно, кроме высокой Арктики.
87. *L. wenzelii* (Nees) Steph. — то же.
88. *L. alpestris* (Web.) Evans — обычен в районах выходов коренных горных пород от южной границы до зоны арктических пустынь.
89. *L. longidens* (Lindb.) Warnst. — всюду в лесной части территории.
90. *L. guttulata* (Lindb. et Arn.) Evans — главным образом в лесной части, значительно реже в тундрах, преимущественно горных.
91. *L. ascendens* (Warnst.) Schust. — в лесной части территории, кроме севера подзоны северной тайги.

32. *Isopaches* Buch

92. *I. decolorans* (Limpr.) Buch — единично в Хибинских горах.
93. *I. bicrenatus* (Schmid.) Buch — всюду до юга тундровой зоны.

33. *Gymnocolea* (Dum.) Dum.

94. *G. inflata* (Huds.) Dum. — всюду, кроме высокой Арктики.

34. *Tritomaria* Schiffn. emend. Buch

95. *T. quinquedentata* (Huds.) Buch — от южной границы до Новой Земли.
96. *T. heterophylla* Schust. — зона арктических пустынь (Земля Франца-Иосифа).
97. *T. scitula* (Tayl.) Jørg. — от подзоны северной тайги до зоны арктических пустынь, изредка.
98. *T. exsecta* (Schmid.) Schiffn. — только таежная зона Сибири.
99. *T. exsectiformis* (Breidl.) Schiffn. — по всей лесной части.

35. *Saccobasis* Buch

100. *S. polita* (Nees) Buch — подзона северной тайги, юг тундровой зоны и горнотундровый пояс запада европейской части СССР.

36. *Anastrophyllum* (Spruce) Steph.

101. *A. michauxii* (Huds.) Buch — известен только для долины Енисея.
102. *A. sphenoloboides* Schust. — подзона северной тайги запада Кольского п-ова, единично (!).

37. *Sphenolobus* (Lindb.) Berggr.

103. *S. saxicola* (Schrad.) Steph. — районы выходов коренных горных пород в разных частях территории (от подзоны южной тайги до тундровой зоны и горнотундрового пояса).

104. *S. cavifolius* (Buch et S. Arn.) K. Müll. — горнотундровый пояс Хибинских гор (!), Урал.
105. *S. minutus* (Schreb.) Berggr. — повсеместно.

38. *Crossocalyx* Meyl.
   106. *C. hellerianus* (Nees) Meyl. — лесная часть, кроме северной окраины.

Сем. 18. *Jungermanniaceae* Dum.

39. *Jamesoniella* (Spruce) Schiffn.
   107. *J. autumnalis* (DC.) Steph. — подзоны южной и средней тайги.
40. *Nardia* S. Gray.
   108. *N. scalaris* (Schrad.) S. Gray — запад европейской части СССР, от южной границы до юга тундровой зоны и горнотундрового пояса.
   109. *N. geoscyphus* (De Not.) Lindb. — всюду, кроме высокой Арктики.
   110. *N. insecta* Lindb. — север подзоны северной тайги Мурманской обл. (!) и Коми АССР (Кильдюшевский!), редко.
   111. *N. breidleri* (Limpr.) Lindb. — тундровая зона и горнотундровый пояс территории.
41. *Jungermannia* L. s. str.
   112. *J. cordifolia* Hook. — запад европейской части СССР, от подзоны средней тайги до тундровой зоны и Приполярный Урал.
   113. *J. karl-müelleri* Grolle (*Haplozia oblongifolia* K. Müll.) — горнотундровый пояс Хибинских гор (!), предположительно также подзона северной тайги юго-запада Мурманской обл. (Auer, 1944).
   114. *J. atrovirens* Dum. (incl. *J. tristis* Nees) — запад европейской части СССР, от юга до тундровой зоны, редко в районах распространения карбонатов.
   115. *J. pumila* With. — изредка в районах выходов коренных горных пород, в разных частях территории.
   116. *J. polaris* Lindb. — тундровая зона, горнотундровый пояс, зона арктических пустынь.
42. *Solenostoma* Mitt. emend. Zerov
   117. *S. sphaerocarpum* (Hook.) Steph. — от юга территории до Новой Земли.
   118. *S. pusillum* (C. Jens.) Steph. — подзона северной тайги на западе европейской части СССР; точно распространение вида неизвестно, вероятно, он встречается и восточнее.
   119. *S. caespiticium* (Lindenb.) Steph. — подзоны южной и средней тайги запада европейской части СССР, единично до подзоны северной тайги юга Мурманской обл. (!).
   120. *S. gracillimum* (Sm.) Schust. (*S. crenulatum* Mitt.) — подзона южной тайги на западе европейской части СССР.
43. *Plectocolea* (Mitt.) Mitt.
   121. *P. hyalina* (Lyell) Mitt. — от юга территории до юга тундровой зоны.
   122. *P. obovata* (Nees) Mitt. (incl. *P. subelliptica* Evans) — запад европейской части СССР, от подзоны средней тайги до юга тундровой зоны.
44. *Liochlaena* Nees (*Jungermannia* Jørg., non L.).
   123. *L. subulata* (Evans) Schljak. (*Jungermannia subulata* Evans, *J. cylindrica* Hatt.) — долина Енисея; вероятно, встречается и западнее.[1]
   124. *L. lanceolata* Nees — запад европейской части СССР, на север единично до подзоны северной тайги.[1]

---

[1] По Гролле и Ване (Grolle und Váňa, 1970), *L. lanceolata* (*Jungermannia leiantha* Grolle) встречается только на северо-западе СССР. Просмотренные нами растения отсюда действительно относятся к этому виду.

Сем. 19. *Gymnomitriaceae* Limpr. emend. Nakai

45. *Prasanthus* (Lindb.) Lindb.
    125. *P. suecicus* (Gott.) Lindb. — равнинные и горные тундры, редко.
46. *Marsupella* Dum.
    126. *M. emarginata* (Ehrh.) Dum. — от подзоны средней тайги до юга тундровой зоны и горнотундрового пояса запада европейской части СССР.
    127. *M. tubulosa* Steph. — Средний Урал — А. М. Волкова (!).
    128. *M. robusta* (De Not.) Evans (*M. aquatica* (Lindenb.) Schiffn.) — известен из горнотундрового пояса Хибин.
    129. *M. sphacelata* (Gies.) Dum. — от южной границы до юга тундровой зоны на западе европейской части СССР, изредка.
    130. *M. sparsifolia* (Lindb.) Dum. — то же.
    131. *M. ustulata* (Hüb.) Spruce — тундровая зона и горнотундровый пояс Кольского п-ова (Поной, Хибины), редко.
    132. *M. brevissima* (Dum.) Grolle (*M. varians* (Lindb.) K. Müll.) — горнотундровый пояс Хибин, тундры северо-запада Мурмана.
    133. *M. boeckii* (Aust.) Lindb. — единичные местонахождения в горнотундровом поясе Мурманской обл.
    134. *M. condensata* (Ångstr.) Kaal. — горнотундровый пояс на западе европейской части СССР, в Хибинах довольно часто.
47. *Gymnomitrion* Corda.
    135. *G. apiculatum* (Schiffn.) K. Müll. — тундровая зона, горнотундровый пояс, зона арктических пустынь (Земля Франца-Иосифа), изредка.
    136. *G. concinnatum* (Lightf.) Corda — то же, но часто.
    137. *G. obtusum* (Lindb.) Pears. — редко от подзоны средней тайги до зоны арктических пустынь (Карелия, Новая Земля, Земля Франца-Иосифа).
    138. *G. corallioides* Nees — как 136.

Сем. 20. *Scapaniaceae* Cavers emend. Buch

48. *Diplophyllum* Dum.
    139. *D. albicans* (L.) Dum. — найден в подзоне северной тайги и на юге тундровой зоны в Мурманской обл., изредка.
    140. *D. taxifolium* (Wahlenb.) Dum. — от юга территории до Новой Земли; на севере таежной зоны и в тундрах var. *macrosticta* Buch.
    141. *D. obtusifolium* (Hook.) Dum. — редко на западе европейской части СССР, от подзоны южной тайги до горнотундрового пояса Хибин.
49. *Scapania* Dum.
    142. *S. gymnostomophila* Kaal. — районы распространения карбонатных пород от подзоны средней тайги до зоны арктических пустынь.
    143. *S. glaucocephala* (Tayl.) Aust. — подзона средней тайги, Карельская АССР.
    144. *S. apiculata* Spruce — лесная часть до средних частей подзоны северной тайги, не часто.
    145. *S. obcordata* (Berggr.) S. Arnell — известен для горнотундрового пояса Хибинских гор (!).
    146. *S. cuspiduligera* (Nees) K. Müll. — север таежной зоны в Мурманской обл. (!), тундровая зона (Вайгач и Новая Земля), на карбонатных грунтах.
    147. *S. zemljae* S. Arnell — Новая Земля, эндем.
    148. *S. brevicaulis* Tayl. (*S. arnellii* Buch) — дельта Енисея, единично.

149. *S. calcicola* (Arn. et Perss.) Ingham — подзона средней тайги (юг Карельской АССР), зона арктических пустынь (Земля Франца-Иосифа), на известковистых грунтах.

150. *S. curta* (Mart.) Dum. — от юга территории до Новой Земли.

151. *S. parvifolia* Warnst. — запад европейской части СССР, подзона средней тайги (Ленинградская обл., единично), горнотундровый пояс, лесотундра и юг тундровой зоны на Кольском п-ове, изредка.

152. *S. mucronata* Buch — вероятно всюду, на север до Новой Земли.

153. *S. praetervisa* Meyl. — подзона северной тайги, тундровая зона, Мурманская обл. (!), Новая Земля, изредка.

154. *S. microphylla* Warsnt. — изредка от юга территории (известен для запада европейской части СССР) до Земли Франца-Иосифа и Новой Земли.

155. *S. irrigua* (Nees) Dum. — всюду, кроме высокой Арктики.

156. *S. paludicola* Loeske et K. Müll. — то же.

157. *S. hyperborea* Jørg. — равнинные и горные тундры до Новой Земли.

158. *S. tundrae* (H. Arnell) Buch — то же.

159. *S. umbrosa* (Schrad.) Dum. — европейская часть СССР, от подзоны южной тайги до лесотундры, Новая Земля.

160. *S. sphaerifera* Buch et Tuomik. — подзона северной тайги на юго-западе Мурманской обл., эндем.

161. *S. aequiloba* (Schwaegr.) Dum. — известен для подзоны северной тайги (на карбонатных скалах, единично на севере Карельской АССР и на западе Кольского п-ова).

162. *S. simmonsii* Bryhn et Kaal. — лесотундра или юг тундровой зоны на северо-западе Мурманской обл.

163. *S. nemorea* (L.) Grolle (*S. nemorosa* Dum.) — подзоны южной и средней тайги на западе европейской части СССР.

164. *S. degenii* Schiffn. — единично, известен для подзоны средней тайги юга Карелии и долины Енисея.

165. *S. spitsbergensis* (Lindb.) K. Müll. — подзона северной тайги на юго-западе Мурманской обл.

166. *S. undulata* (L.) Dum. — материковая часть европейской территории СССР.

167. *S. paludosa* (K. Müll.) K. Müll. — Мурманская обл., приполярный Урал, изредка (вероятно, не южнее подзоны северной тайги).

168. *S. subalpina* (Nees) Dum. — от подзоны средней тайги до севера тундровой зоны территории.

169. *S. uliginosa* (Sw.) Dum. — запад европейской части СССР, преимущественно в подзоне северной тайги и в горах.

170. *S. kaurinii* Ryan — тундровая зона и подзона северной тайги, Мурманская обл., Новая Земля.

171. *S. compacta* (Roth) Dum. — только в подзоне южной тайги на западе Ленинградской обл., единично.

Подпорядок Б. *Lophocoleineae* Schljak.

Сем. 21. *Lophocoleaceae* (Rodway) K. Müll.

50. *Lophocolea* Dum.

172. *L. bidentata* (L.) Dum. — подзона южной тайги, приводится только для восточной части территории.

173. *L. heterophylla* (Schrad.) Dum. — лесная часть, от подзоны южной тайги до северной тайги, на севере довольно редко.[1]

---

[1] К этому виду, вероятно, относится указание *Lophocolea* sp. из Вологодской обл. (Ахминова и Жукова, 1971); сходные растения обнаружены нами в сборах И. Д. Кильдюшевского из Коми АССР; они связаны промежуточными формами с типичными растениями *L. heterophylla* и представляют собой, вне сомнения, напочвенную форму ее с влажных мест.

174. *L. minor* Nees — то же, на севере изредка.

51. *Chiloscyphus* Corda

175. *C. polyanthus* (L.) Corda — всюду до Новой Земли, на севере редко.

176. *C. rivularis* (Roth) Hazsl. — юго-запад территории, в подзонах южной и средней тайги, Приполярный Урал, изредка.

177. *C. fragilis* (Roth) Schiffn. — от юга территории до Новой Земли, изредка.

178. *C. pallescens* (Ehrh.) Dum. — всюду (кроме высокой Арктики?).

52. *Pedinophyllum* Lindb.

179. *P. interruptum* (Nees) Lindb. — только подзона южной тайги Западной Сибири (окрестности Тобольска).

Сем. 22. *Geocalycaceae* Limpr. emend. Schust., pro p.

53. *Harpanthus* Nees

180. *H. flotovianus* (Nees) Nees — в подзоне северной тайги и на юге тундровой зоны на западе европейской части СССР, часто, к югу и к востоку реже.

181. *H. scutatus* (Web. et Mohr) Spruce — подзоны южной и средней тайги на западе европейской части СССР, изредка.

54. *Geocalyx* Nees

182. *G. graveolens* (Schrad.) Nees — подзоны южной и средней тайги на западе территории, известен с р. Енисей.

Сем. 23. *Plagiochilaceae* Buch

55. *Mylia* S. Gray

183. *M. taylori* (Hook.) S. Gray — подзона северной тайги и тундровая зона, запад европейской части СССР.

184. *M. anomala* (Hook.) S. Gray — всюду, кроме высокой Арктики.

56. *Plagiochila* Dum.

185. *P. asplenioides* (L. sensu Scop.) Dum. — всюду до севера таежной зоны.

186. *P. major* (Nees) S. Arnell — подзона южной тайги европейской части СССР.

187. *P. arctica* Bryhn et Kaal. — тундровая зона и север таежной зоны Мурманской обл., вероятно, также в тундрах востока территории.

Сем. 24. *Arnelliaceae* Nakai

57. *Arnellia* Lindb.

188. *A. fennica* (Gott.) Lindb. — районы распространения известняков в разных частях территории, редко.

Порядок 7. *Porellales* Schljak.

Подпорядок А. *Radulineae* Schust.

Сем. 25. *Radulaceae* Cavers

58. *Radula* Dum.

189. *R. lindbergiana* Gott. — редко на западе европейской части СССР, до подзоны северной тайги.

190. *R. complanata* (L.) Dum. — лесная часть, кроме северной окраины.

Подпорядок Б. *Porellineae* Schust.

Сем. 26. *Porellaceae* Cavers

59. *Porella* L.

191. *P. platyphylla* (L.) Lindb. — лесная часть запада европейской части СССР, кроме севера подзоны северной тайги, Средний Урал, окр. Тобольска.[1]

---

[1] *Porella platyphylla* и виды рода *Frullania*, за исключением *F. jackii*, — в норме эпифиты лиственных пород, на севере их ареалов распространены на скалах.

192. *P. cordaeana* (Hüb.) Evans — запад европейской части СССР, как предыдущий, но реже его.

Сем. 27. *Jubulaceae* Limpr. (*Frullaniaceae* Cas.-Gil)

60. *Frullania* Raddi

193. *F. tamarisci* (L.) Dum. — подзоны южной и средней тайги, на западе европейской части СССР.

194. *F. fragilifolia* Tayl. — подзона южной тайги, северо-запад Ленинградской обл.? (Южная Карелия финских авторов).

195. *F. dilatata* Dum. — подзоны южной и средней тайги (запад и восток европейской части СССР, Западная Сибирь, по р. Енисей).

196. *F. jackii* Gott. — подзона южной тайги Западной Сибири (только окр. г. Тобольска).

197. *F. bolanderi* Aust. — Северный Урал.

Сем. 28. *Lejeuneaceae* Cavers

61. *Lejeunea* Libert

198. *L. cavifolia* (Ehrh.) Lindb. — примерно как 194.

Подкласс II. *Marchantiidae* Engl., Schiffn., emend. Schust., corr. Zerov

Надпорядок IV. *Marchantianae* Schljak.

Порядок 8. *Marchantiales* Limpr.

Сем. 29. *Rebouliaceae* Evans

62. *Reboulia* Raddi.

199. *R. hemisphaerica* (L.) Raddi — Средний Урал и окр. г. Красноярска, в подзоне южной тайги.

63. *Mannia* Corda.

200. *M. fragrans* (Balb.) Frye et Clark — подзона средней тайги на западе европейской части СССР (юг Карельской АССР, единично).

201. *M. sibirica* (K. Müll.) Frye et Clark — долина р. Енисея в подзонах южной и северной тайги.

202. *M. pilosa* (Hornem.) Frye et Clark — подзона северной тайги на западе европейской части СССР, редко; долина р. Енисея от подзоны южной тайги до юга тундровой зоны.

64. *Asterella* Beauv.

203. *A. saccata* (Wahlenb.) Evans — единично на юге таежной зоны (Среднее Приуралье, долина р. Енисея).

204. *A. ludwigii* (Schwaegr.) Und. — запад европейской части СССР до севера материка, Среднее Приуралье, низовья р. Енисея.

Сем. 30. *Sauteriaceae* Evans

66. *Athalamia* Falc. emend. Shim. et Hatt. (*Clevea* Lindb.).

205. *A. hyalina* (Sommerf.) Hatt. — единично в подзоне северной тайги на западе европейской части СССР.

67. *Sauteria* Nees

206. *S. alpina* Nees — подзона северной тайги на западе европейской части СССР, Новая Земля.

68. *Peltolepis* Lindb.

207. *P. quadrata* (Saut.) K. Müll. — как 206, а также долина р. Енисея.

Сем. 31. *Conocephalaceae* K. Müll.

69. *Conocephalum* Web.

208. *C. conicum* (L.) Dum. — до подзоны северной тайги, единично до юга тундровой зоны, на севере редко (известковистые субстраты).

Сем. 32. *Marchantiaceae* Dum. emend. K. Müll.

70. *Preissia* Corda
    209. *P. quadrata* (Scop.) Nees — по-видимому, всюду в местах распространения карбонатных пород.
71. *Marchantia* L. emend. Raddi.
    210. *M. polymorpha* L. — всюду, кроме высокой Арктики.
    211. *M. aquatica* (Nees) Burgeff — от подзоны южной тайги до южной части подзоны северной тайги на западе европейской территории.[1]
    212. *M. alpestris* (Nees) Burgeff — тундровая зона, высокогорья, север таежной зоны, единично до подзоны средней тайги.

Порядок 9. *Ricciales* Limpr. emend. Schljak.

Сем. 33. *Ricciaceae* Dum. emend. K. Müll.

72. *Ricciocarpus* Corda
    213. *R. natans* (L.) Corda — подзоны средней и южной тайги.
73. *Riccia* L.
    214. *R. cavernosa* Hoffm. emend. Raddi (*R. crystallina* L. pro p.) — преимущественно в подзонах южной и средней тайги.
    215. *R. frostii* Aust. -- европейское Приуралье, Сибирь, до севера таежной зоны.
    216. *R. huebeneriana* Lindenb. — подзона южной тайги и юг подзоны средней тайги европейской части СССР.
    217. *R. fluitans* L. — подзоны южной и средней тайги изучаемой территории.
    218. *R. rhenana* Lorb. — подзона южной тайги (Карельский перешеек); вероятно, есть и восточнее.
    219. *R. bifurca* Hoffm. — Карельская АССР в подзоне средней тайги.
    220. *R. beyrichiana* Hampe — то же.
    221. *R. sorocarpa* Bisch. — в разных частях территории до южной половины подзоны северной тайги.
    222. *R. glauca* L. — подзоны южной и средней тайги, по Енисею до тундровой зоны.

Из перечисленных выше видов три являются новыми для территории СССР: *Anastrophyllum sphenoloboides*, *Scapania obcordata* и *Lophozia jurensis*. При этом *Anastrophyllum sphenoloboides* впервые указывается для Евразии в целом, а *Scapania obcordata* — для материковой части Евразии. Первый раз для западной половины и для всей материковой части СССР приводится японско-сахалинский вид *Marsupella tubulosa*. На северо-западе европейской части СССР впервые найдены *Lophozia major*, *Plagiochila arctica* и *Scapania praetervisa*. Новые виды для севера СССР — *Jungermannia karl-muelleri* и *Marsupella ustulata*.

Как указывалось выше, мы не ставили задачу изучения флоры печеночных мхов рассматриваемой территории, а имели более узкую цель — создать критическое руководство для определения печеночных мхов, известных для нее по литературным данным и выявленных по доступным нам сборам. Поэтому говорить о закономерностях распространения видов мы считаем преждевременным.

С большей определенностью можно судить только о части видов.

Только на севере территории — в тундровой зоне и на севере таежной зоны, иногда единично до подзоны средней тайги встречаются: виды *Anthelia*, *Pleuroclada albescens*, *Cephalozia ambigua*, *Odonthoschisma macounii*, *Cephaloziella arctica*, *Barbilophozia atlantica*, *B. binsteadii*, *Massula grandiretis*, *M. opacifolia*, *Lophozia murmanica*, *Saccobasis polita*, *Sphenolo-*

---

[1] Все просмотренные нами образцы из гербария БИНа, определенные как *M. polymorpha* var. (или f.) *aquatica*, собранные к востоку от Ленинградской обл. и Карельской АССР, представляют собой водные формы *M. polymorpha* s. str. При неясности таксономического значения *M. aquatica* это скорее свидетельствует в пользу трактовки ее как особого вида.

bus cavifolius, *Nardia breidleri*, *Jungermannia polaris*, *Prasanthus suecicus*, *Scapania gymnostomophila*, *S. obcordata*, *S. hyperborea*, *S. tundrae*, *S. kaurinii*, *Athalamia hyalina*, *Sauteria alpina*, *Marchantia alpestris* и некоторые очень редкие виды.

Только для подзон южной и средней тайги известны: виды *Anthocerotae*, *Riccardia palmata*, *Cryptothallus mirabilis*, *Apometzgeria pubescens*, *Trichocolea tomentella*, *Cephaloziella elachista*, виды *Bazzania*, *Jamesoniella autumnalis*, *Scapania nemorea*, *Harpanthus scutatus*, *Geocalyx graveolens*, виды *Frullania*, *Reboulia hemisphaerica*, *Mannia fragrans*, *Asterella saccata*, *Ricciocarpus natans*, в значительной мере виды *Riccia*.

Только для запада европейской части СССР известны *Fossombronia foveolata*, *Microlepidozia pauciflora*, виды *Bazzania*, *Massula laxa*, *Nardia scalaris*, *Liochlaena lanceolata*, *Marsupella emarginata*, *M. robusta*, *Diplophyllum obtusifolium*, *Radula lindbergiana*, *Porella cordaeana*, *Athalamia hyalina*.

Только в Сибири и на Урале найдены *Lophochaete fryei*, *Marsupella tubulosa*, *Frullania bolanderi*, *F. jackii?* (встречается в Европе!).

В заключение следует указать, что в связи с задержкой в опубликовании монографии и по другим соображениям, признано целесообразным еще более расширить территорию, на которую она рассчитана, — до восточных границ севера СССР. Это потребует дополнительного включения 4—5% от общего числа уже имеющихся в ней видов и позволит определять печеночники севера Средней и Восточной Сибири и севера Дальнего Востока, включая п-ов Камчатку.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамов И. И., А. Л. Абрамова и Й. Дуда. (1965). К флоре печеночных мхов Ленинградской обл. Новости сист. низш. раст., 1965. — Александрова В. Д. (1968). Об очередных задачах в области классификации растительности. В сб.: Основные проблемы геоботаники. — Ахминова М. П. и А. Л. Жукова. (1971). К флоре печеночных мхов Вологодской области. Новости сист. низш. раст., 8. — Жукова А. Л. (1971). Печеночные мхи Подпорожского района Ленинградской области. Новости сист. низш. раст., 8. — Жукова А. Л. (1972). К флоре печеночных мхов островов Хейса, Гукера и Солсбери из архипелага Земля Франца-Иосифа. Новости сист. низш. раст., 9. — Зеров Д. К. (1964). Флора печіночних і сфагнових мохів України. — Короткевич Л. С. (1965). Печеночные мхи из окрестностей г. Тобольска. Новости сист. низш. раст., 1965. — Куваев В. Б. (1970). Лишайники и мхи Приполярного Урала и прилегающих равнин. Тр. Инст. экологии раст. и животн. Уральск. фил. АН СССР, 70. — Ладыженская К. И. (1971). О новых местонахождениях малоизвестного вида *Pseudolepicolea fryei* (Perss.) Grolle et Ando (*Hepaticae*) в Советской Арктике. Новости сист. низш. раст., 8. — Ладыженская К. И. и А. Л. Жукова. (1972). Печеночные мхи (*Hepaticae*) острова Земля Александры. Бот. ж., 57, 3 — Ладыженская К. И. и Л. А. Зиновьева. (1964). О малоизвестном печеночнике *Frullania bolanderi* Aust. в СССР. Новости сист. низш. раст., 1964. — Ложкина Н. В. (1971). К изучению печеночных мхов Удмуртской АССР. Новости сист. низш. раст., 8. — Савич Л. И. и К. И. Ладыженская. (1936). Определитель печеночных мхов севера европейской части СССР. — Шляков Р. Н. (1956). О критериях вида у листостебельных мхов. Бот. ж., 41, 10. — Шляков Р. Н. (1972а). О высших таксонах печеночников — класса *Hepaticae* s. str. Бот. ж., 57, 4. — Шляков Р. Н. (1972б). Концепция вида и внутривидовых единиц у печеночников. В сб.: Проблемы ботанических и почвенных исследований на Кольском севере. — Arnell S. (1947). Contributions to the knowledge of the Hepatics of Novaya Zemlya. Sv. Bot. Tidskr., 41, 2. — Arnell S. (1956). *Hepaticae*. In: Illustrated moss flora of Fennoscandia, 1. — Auer A. V. (1944). Kuusamon maksasammalkasviston aineistoa. Ann. Bot. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo, 21, 1. — Buch H. (1928). Die Scapanien Nordeuropas und Sibiriens, II. Systematischer Teil. Soc. Sci. Fenn. Comm. Biol., 3, 1. — Buch H. (1933). Vorarbeiten zu einer Lebermoosflora Fenno-Scandias. I. Ein Versuch zur Aufteilung der Gattungen *Lophozia* Dum. und *Sphenolobus* Steph. Mem. Soc. Fauna Fl. Fenn., 8 (1931—1932). — Buch H. (1936). Suomen maksasammalet. — Grolle R. u. J. Váňa. (1970). *Jungermannia subulata* Evans aus Hawaii — eine verkannte Sippe der Holarctis. Österr. Bot. Zeitschr., 117, 4/5. — Müller K. (1951—1958). Die Lebermoose Europas (*Musci hepatici*), 3 Aufl. In: Rabenhorst's Kryptogamen Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz, 6. — Schuster R. M. (1966). The *Hepaticae* and *Anthocerotae* of North America east of the hundredth meridian, I. — Schuster R. M. (1969). The *Hepaticae* and *Anthocerotae* of North America east of the hundredth meridian, II.

Полярно-альпийский ботанический сад,
г. Кировск Мурманской обл.

(Получено 3 VI 1971).

УДК 581.5 : 581.526.3(—17)

М. П. Шилов

К ЭКОЛОГИИ НЕКОТОРЫХ РЕДКИХ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ НА СЕВЕРНОМ ПРЕДЕЛЕ ИХ РАСПРОСТРАНЕНИЯ

M. P. SHILOV. TO THE ECOLOGY OF SOME RARE AQUATIC PLANTS ON THE NORTHERN LIMITS OF THEIR AREA

Дается экологическая характеристика мест произрастания некоторых древних и реликтовых водных растений: *Trapa natans* L., *T. maximowiczii* Korsch., *T. amurensis* Fler., *Salvinia natans* (L.) All., *Nelumbium comarovii* Grossh. на северном пределе их распространения (в европейской части СССР и на Дальнем Востоке). В основном названные растения приурочены к пойменным или пойменного режима закрытым евтрофного типа водоемам с заболоченными берегами. Возможно, что в сходных экологических условиях эти растения произрастали и в прошлые эпохи (в позднем меловом и в третичном периодах), так как современные местообитания реликтовых растений нередко имеют черты физико-географических условий прошедших эпох. Однако нахождение некоторых редких видов растений в указанных водоемах может говорить лишь о том, что в других типах водоемов они были истреблены человеком.

На границах своих ареалов растения обычно находятся в недостаточно благоприятных климатических условиях. Возможность их произрастания в ряде случаев определяется наличием благоприятных микроместообитаний. При этом местообитания реликтовых растений нередко имеют черты физико-географических условий прошедших эпох (Васильев, 1958). Поэтому изучение экологических особенностей растений на границах их ареалов представляет большой научный и практический интерес, так как позволяет в какой-то мере восстановить эколого-фитоценотическую обстановку прошедших периодов и разработать наиболее действенные мероприятия по охране исчезающих, либо сокращающих свой ареал растений.

В 1967—1972 гг. автором проводилось изучение экологических особенностей некоторых видов водных растений на северном пределе их распространения: *Trapa natans* и *Salvinia natans* в европейской части СССР (Владимирская область); *Trapa maximowiczii*, *Trapa amurensis* и сальвинии на Дальнем Востоке[1] (на Нижнем Амуре, Хабаровский край) и лотоса *Nelumbium comarovii* в Приморском крае. Все эти виды относятся к числу древних растений и имели в прошлые эпохи более широкое распространение (Криштофович, 1957; Васильев, 1960; Куренцова, 1968).

В пределах изученных нами территорий перечисленные выше растения распространены спорадически. Так, водяной орех плавающий из 340 обследованных водоемов Владимирской области встречен лишь в 28 (Шилов и Михайлова, 1970), сальвиния — на той же территории — в 15. На Нижнем Амуре из 200 обследованных нами водоемов в окрестностях пос. Софийск водяной орех Максимовича встречен в 4, водяной орех амурский — в 1 водоеме, а сальвиния не встречена ни разу. Несколько выше (окрестности пос. Циммермановка, о. Циммермановский) и ниже по течению Амура (окр. пос. Мариинск) водяные орехи распространены довольно широко. Так, из 35 обследованных водоемов в окрестностях пос. Мариинск водяной орех Максимовича встречен в 5, водяной орех амурский — в 1, сальвиния — в 1 водоеме. И, наконец, нами отмечена более высокая встречаемость названных растений в окрестностях пос. Тыр. Из 12 обследованных водоемов водяной орех Максимовича встречен здесь в 4, водяной орех амурский — в 3, сальвиния — в 2 водоемах. Более широкое распространение водяных орехов и сальвинии в окрестностях пос. Тыр осталось для нас загадкой, так как это самая северная граница распространения водяных орехов и сальвинии.[2] Вероятно, это

---

[1] Исследования на Дальнем Востоке велись лишь в течение одного 1970 г.

[2] Ранее северная граница распространения этих растений указывалась значительно южнее, в частности северной границей распространения сальвинии указывался пос. Малмыж (Гапека, 1969), расположенный в 380 км к югу от Тыра.

лов М. П., Т. Н. Михайлова. (1970). Экологические и фитоценотические особенности водяного ореха *Trapa natans* L. в пойменных водоемах Владимирской области. Экология, 5. — Шилов М. П., Т. Н. Михайлова. (1971а). Распространение водяного ореха *Trapa natans* L. s. l. в пойменных водоемах Владимирской области и их гидрохимическая характеристика. Гидробиол. ж., 7, 3. — Шилов М. П., Т. Н. Михайлова. (1971б). *Salvinia natans* (L.) All. во Владимирской области. В сб.: Материалы по флоре и растительности Окско-Клязьминского междуречья. — Шилов М. П., Т. Н. Михайлова, Е. Г. Локтионов. (1972). Водяной орех *Trapa natans* L. s. l. во Владимирской области. В сб.: Биологические науки, 3. — Podbielkowski Z. (1969). Roslinnosc glinianek woj. warszawskiego. Monographiae Botanicae, XXX. — Podbielkowski Z. (1970). Die Vegetation und der Verlauf des Verwachsungsprozesses der kunstlichen Wasserbecken und Wasserläufe der Mazowsze-Niederung. Acta societatis Botanicorum Poloniae, XXXIX, 1.

Республиканский проектный институт
по землеустройству,
Владимирское отделение.

(Получено 12 XII 1972).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 581.526.425 (234.372.4)

P. Plesnik. Horna hranica lesa vo Vysokých a v Belanských Tatrach. Vyd. Slovenskej Académie Vied. Bratislava, 1972, 238 pp., 129 obr., 5 tab., 10 map. (**П. Плесник.** Верхняя граница леса в Высоких и Беланских Татрах. Изд. Словацкой Академии наук. Братислава, 1972)

P. L. GORCHAKOVSKY. *P. PLESNIK.* THE UPPER TREE LIMIT IN THE VYSOKY AND BELANSKY TATRAS. 1972

Верхний предел леса в горах — один из наиболее важных ботанико-географических рубежей. Изучение его необходимо для выяснения закономерностей распределения, поясной структуры и динамики растительного покрова горных стран. В последнее время появилось много публикаций, разносторонне освещающих природу верхнего рубежа лесной растительности. Однако монографические работы по этому вопросу немногочисленны.

Автор рассматриваемой книги, профессор Братиславского университета им. Я. Коменского, уделил много времени и сил сравнительному изучению верхней границы леса в разных горных системах — в Пиренеях, Альпах, Карпатах и на Кавказе. Однако наиболее обстоятельно он исследовал верхний предел леса в Татрах — выпуклой части Западных Карпат, простирающейся вдоль чехословацко-польской границы. Татры принято подразделять на Западные и Восточные; последние в свою очередь — на Высокие и Беланские. Поскольку обобщающее наименование «Восточные Татры» употребляется редко, автор пользуется более распространенными наименованиями «Высокие» и «Беланские Татры».

В основе книги лежит большой, тщательно собранный и обработанный фактический материал, собранный в период с 1955 г. как на чехословацкой, так и на польской стороне Татр. Исследования велись преимущественно в течение вегетационного периода, но некоторые наблюдения (влияние снега, изморози и инея на древесную растительность) производились и в зимнее время. Для выяснения закономерностей вертикального распределения растительности и характера верхней границы леса в Татрах автор заложил многочисленные профили, произвел картирование верхней границы леса в наиболее интересных горных массивах, использовал материалы аэрофотосъемки.

В своем труде П. Плесник рассматривает верхнюю границу леса с позиций географа и эколога как важный биогеографический рубеж, как своеобразное и очень характерное для высокогорий явление природы, экологически обусловленное и во многом зависящее от антропогенных воздействий.

Изложение материала начинается с описания применяемых методов исследования и краткой физико-географической характеристики Словацких Татр (орография, геология, геоморфология, климат, гидрология, почвы, растительность, животный мир). В следующем разделе рассматриваются некоторые теоретические вопросы, уточнены основные понятия и термины. Затем дается общая характеристика верхней границы леса в районе исследований, состава и структуры высокогорных лесов и стлаников, изменчивости современного положения верхней границы леса в разных районах Восточных Татр. В следующей главе приведен подробный анализ влияния различных экологических факторов на формирование верхней границы леса. Далее следует описание выделяемых автором типов верхней границы леса, обзор имеющихся данных о динамике верхнего рубежа лесной растительности. В заключительной главе речь идет о реконструкции прежнего уровня верхней границы леса, измененной под влиянием хозяйственной деятельности человека.

В книге уделено много внимания составу и структуре лесов на верхнем пределе, зависимости положения верхнего предела леса от различных факторов среды (термический режим, ветер, снежные лавины, рельеф, почва, животный мир). Характеризуя изменчивость уровня и физиономическую дифференциацию верхней границы леса, П. Плесник отмечает, что в таких крупных и высоко приподнятых горных массивах, как Татры, континентальность климата возрастает при движении от периферии массива к центру, что влечет за собой соответствующее повышение уровня верхнего предела леса и изменение состава и структуры высокогорных лесов (появление наряду с елью *Picea abies* кедра *Pinus cembra* и лиственницы *Larix decidua*).

В зависимости от основного лимитирующего экологического фактора П. Плесник считает целесообразным различать следующие типы верхней границы леса: 1) климатический (с двумя вариантами — термическим и ветровым); 2) орографический (с двумя вариантами — лавинным и собственно орографическим, когда продвижению леса в горы препятствует непосредственно подступающая к нему скалистая стена) и 3) эдафический (почвенный). Следуя европейской традиции, автор противопоставляет собственно орографическую границу леса эдафической. Это едва ли оправдано, так как и в том и в другом случае продвижение леса в горы ограничивает коменистость субстрата, отсутствие мелкозема и развитой почвы (т. е. эдафические факторы).

Плесник различает две категории верхних границ леса по их происхождению — естественные и искусственные. Очень интересны приводимые в книге данные о снижении верхней границы леса в Татрах под влиянием рубок, пожаров, и как следствие, — почвенной эрозии. Колебания предела лесов были реконструированы на основе археологических данных, исторических документов, материалов пыльцевого анализа и результатов изучения современной растительности (с учетом некоторых биометрических показателей). К сожалению, дендрохронологический метод для изучения верхнего рубежа лесной растительности в Татрах еще не использовался.

П. Плесник — увлеченный любитель и мастер художественной фотографии. Украшающие книгу великолепные цветные и черно-белые фотографии технически безупречны и обладают высокими художественными достоинствами. Они раскрывают величие и красоту высокогорных ландшафтов Татр, своеобразие их растительности, служат ценным дополнением к тексту и значительно облегчают его восприятие.

Огромный фактический материал, тщательно документированный и приведенный в систему, умелое использование основной, преимущественно европейской, литературы, стремление к экологической интерпретации выявленных закономерностей на широком географическом фоне, логичность изложения, убедительность выводов — все это определяет высокую ценность опубликованного П. Плесником труда. Эта книга, содержащая обстоятельное резюме на немецком языке, будет полезна и интересна для многих ботаников, занимающихся изучением растительности горных стран.

П. Л. Горчаковский.

**Институт экологии растений и животных
Уральского научного центра
Академии наук СССР,
Свердловск.**

(Получено 6 IV 1973).

УДК 019.941 : 58/54-43+551.495 : 581.526.33

Jeglum J. K. Plant indicators of pH and water level in peatlands at Candle Lake. Saskatchewan, Can. J., 1971, v. 49 : 1661—1676. (**Джеглам Дж. К.** Растительные индикаторы pH и уровни залегания воды на болотах в окрестностях Кэндл, Саскетчеван)

D. N. KARPOV AND B. M. MIRKIN. (A REVIEW)

Связь растительности и среды имеет стохастическую природу и проявляется только в среднем. Поэтому в основе фитоиндикационных исследований должен лежать статистический аппарат. Нельзя не согласиться с В. И. Василевичем (1970), подчеркнувшим недостаточное внимание специалистов по фитоиндикации к статистическим методам. В сводках по количественной геоботанике (Грейг-Смит, 1967; Василевич, 1969) методы по фитоиндикации не рассматриваются.

В связи с этим для советского читателя представляет большой интерес новая статья канадского ботаника Джеглама, в которой описан ряд статистических подходов к оценке среды по растительности. Объектом индикации (Викторов и др., 1962) для Джеглама служили реакция почвенного раствора и уровень залегания вод на болотах окрестностей Кэндл в Саскетчеване.

В качестве исходного материала Джеглам использовал описания 113 пробных площадей и соответствующих им учетов среды. Для получения индикационных групп все виды, встреченные в описаниях (171 вид), были разбиты по положению моды встречаемости в классах градиента. Для pH было выделено 5 классов с интервалом 1. Классы получили следующие названия:

Номер класса	Значения pH	Классы богатства
1	3.0—3.9	Очень олиготрофные
2	4.0—4.9	Олиготрофные
3	5.0—5.9	Мезотрофные
4	6.0—6.9	Эутрофные
5	7.0 и выше	Очень эутрофные

Для уровня залегания грунтовых вод было выделено 9 классов с интервалом 20 см (глубина воды ниже (+) или выше (—) от поверхности почвы в см):

Номер класса	См	Классы увлажнения
1	+80 и выше	Очень мокрые (Very moist)
2	+79 до +60	
3	+59 до +40	Мокрые (Wet)
4	+39 до +20	
5	+19 до 0	Вода на поверхности (Surface water level)
6	— 1 до —19	Верховодка (Shallow water)
7	—20 до —39	
8	—40 до —59	
9	—60 и ниже	Вода на средней глубине (Medium water)

Для оценки среды по растительности Джеглам предлагает 4 метода (техники), которые мы проиллюстрируем на примерах из рецензируемой статьи.

Метод «а». Расчет индекса средневзвешенной для всех видов, встреченных в описаниях. Определяется путем суммирования произведений числа видов на номера классов.

Общий список видов в одном из описаний	Принадлежность к классу (по общему списку)
Ledum groenlandicum	1
Vaccinium myrtilloides	1
V. vitis-idaea	1
Aulacomnium palustre	2
Pleurozium schreberi	2
Sphagnum fuscum	1
Cladonia mitis	1
C. rangiferina	3

Класс		Число видов	
1	×	5	=5
2	×	2	=4
3	×	1	=3
4 и 5	×	0	=0
Сумма		8	12

$$\text{Индекс pH} = \frac{(5\times1)+(2\times2)+(1\times3)}{8} = \frac{12}{8} = 1.5$$

Метод «б». Расчет индекса по средневзвешенной только по доминирующим видам описания.

Список обильных видов	Принадлежность к классу
Ledum groenlandicum	1
Vaccinium myrtilloides	1
V. vitis-idaea	1

Класс			
1	×	3	=3
2—5	×	0	=0
Сумма		3	3

$$\text{Показатель индекса pH} = \frac{(3\times1)}{3} = \frac{3}{3} = 1.0$$

Метод «в». Расчет коэффициента сходства (К. С.) между списками видов по индикационным группам и полными спискамп видов в описаниях. Сходство определяется по формуле Чекановского.

$$К.С.\ \frac{2c}{(a+b)} \cdot 100,$$

где a — количество видов, представленных в описании (8), b — количество видов, представленных в классе 1 (21), c — количество общих видов (5).

$$К.С.\ \frac{2 \times 5}{8+21} = 100 = 34.$$

Аналогичные расчеты проводятся и для прочих классов, и класс среды оценивается по максимальному значению коэффициента:

Класс	Коэффициент сходства
1	34
2	14
3	7
4 и 5	0

Максимальное сходство с группой видов класса 1.

Метод «г». Расчет коэффициента сходства между списками видов в индикационных группах и редуцированными списками видов в описаниях, включающих только доминанты:

a — количество обильных видов в описаниях (3),
b — количество видов в классе 1 (21),
c — количество общих видов (3)

$$К.С. = \frac{3 \times 2}{3+21} = 100 = 25.$$

Класс	Коэффициент сходства
1	25
2 до 5	0

Максимальное сходство с группой видов класса 1.

Все использованные методы дали на материале Джеглама прекрасные результаты; корреляция между полученными и контрольными оценками во всех 8 случаях (4 метода×2 объекта) составила 0.8—0.9.

Несмотря на хороший результат, методы, предложенные Джегламом, с нашей точки зрения, не лишены недостатков, и достигнутый успех обязан не столько их высокой эффективности, сколько существенности экологических различий между градациями индицируемых факторов. Недостатками, с нашей точки зрения, являются следующие моменты:

1. Выделение индикационных групп построено только на учете моды и не имеет статистической проверки. В случае двувершинных и плосковершинных кривых возникает ситуация, когда не ясно, к какой группе отнести вид. Не проводится предварительного испытания индикационных возможностей видов при помощи тестов x^2 или η^2 и в списке могут быть эвритопы, которые не несут существенной информации.

2. При методах «а» и «б» не учитывается размер индикационной группы. Если группы не равны, группа с большим числом видов будет вносить завышенный вклад в величину средневзвешенной. Понятно, что при методах «в» и «г» размер группы элиминируется, хотя отсутствие статистического критерия проверки принадлежности видов к группе таит в себе возможность ошибок. Нестатистично и сравнение коэффициентов сходства описания со списками видов разных групп. Джеглам не приводит ни ошибки коэффициента сходства, ни некоторого эмпирического интервала, превышение которого достаточно для признания существенности различий между полученными коэффициентами.

Авторы рецензии сделали попытку проверить методы Джеглама «а», «б» и «в» на имевшемся в их распоряжении материале о растительности и общем уровне засоления почв (плотный остаток), полученных в условиях поймы р. Демы (Башкирское Предуралье) и поймы р. Таналык (Башкирское Зауралье).

Объем выборок составил соответственно 500 и 400 описаний площадок 2×2 м. При каждом описании брался и анализировался образец почвы из слоя 5—20 см. Характеристика этих объектов была нами опубликована (Карпов, 1971). Результаты испытания метода Джеглама приведены в табл. 1—4.

Для поймы р. Демы использован 41 вид, для Таналыка — 33 вида. Отбирались лишь виды, проверенные на неслучайность распределения критериями η^2 и F (однофакторный дисперсионный анализ).

ТАБЛИЦА 1

Эффективность фитоиндикационных оценок по Джегламу (мотод «а», точечная оценка) на примере солончаковатых лугов поймы р. Демы

Аналитически определенные классы засоления	Количество видов с модой в классе	Общее число испытаний	Завышение на		Правильная оценка ±0.50	Занижение на	
			>1.0	0.51—1.0		0.51—1.0	>1.0
0—0.5	21	20	5	12	3	—	—
0.51—1.0	2	20	6	8	6	—	—
1.01—1.5	0	20	6	6	8	—	—
1.51—2.0	2	20	1	7	11	1	—
2.01—2.5	2	20	—	3	14	2	1
2.5	14	20	—	—	17	3	—
Σ	41	120	18	36	59	6	1

ТАБЛИЦА 2

Эффективность фитоиндикационных оценок по Джегламу (метод «а», точечная оценка) на примере солончаковатых лугов поймы р. Таналык

Аналитически определенные классы засоления	Количество видов с модой в классе	Общее число испытаний	Завышение на		Правильная оценка ± 0.50	Занижение на	
			>1.0	1.0—0.51		0.51—1.0	>1.0
0—0.5	16	20	—	17	3	—	—
0.51—1.0	7	20	1	5	14	—	—
1.01—1.5	6	20	—	2	18	—	—
1.51—2.0	0	20	—	5	14	1	—
2.0	4	20	—	—	9	10	1
Σ	33	100	1	29	58	11	1

ТАБЛИЦА 3

Эффективность фитоиндикационных оценок засоления почвы по методу «в» Джеглама с использованием сходства на примере солончаковатых лугов поймы р. Демы

Аналитически определенные классы засоления	Количество видов с модой в классе	Общее число испытаний	Завышение				Правильная оценка	Занижение			
			2.0—1.51	1.5—1.01	1.0—0.51	0.5—0		0—0.5	0.51—1.0	1.01—1.5	1.51—2.0
0—0.5	21	20	—	—	—	—	20	—	—	—	—
0.51—1.0	2	20	5	2	—	—	2	11	—	—	—
1.01—1.5	0	20	—	8	1	—	0	3	8	—	—
1.51—2.0	2	20	—	—	15	1	0	—	1	3	—
2.01—2.5	2	20	—	—	—	16	1	—	—	—	3
2.5	14	20	—	—	—	—	20	—	—	—	—
Σ	41	120	5	10	16	17	43	14	9	3	3

ТАБЛИЦА 4

Эффективность фитоиндикационных оценок засоления почвы по методу «в» Джеглама с использованием коэффициента сходства на примере солончаковатых лугов поймы р. Таналы

Аналитически определенные классы засоления	Количество видов с модой в классе	Общее число испытаний	Завышение				Правильная оценка	Занижение			
			2.0—1.51	1.5—1.01	1.0—0.51	0—0.5		0—0.5	0.51—1.0	1.01—1.5	1.51—2.0
0—0.5	16	20	1	—	2	1	16	—	—	—	—
0.51—1.0	7	20	—	3	—	10	4	3	—	—	—
1.01—1.5	6	20	—	—	5	—	13	1	1	—	—
1. 51—2.0	0	20	—	—	—	11	0	9	—	—	—
2.0	4	20	—	—	—	—	14	—	6	—	—
Σ	33	100	1	3	7	22	47	13	7	—	—

В табл. 1 и 2 даны результаты испытания метода «а» (использование сокращенного списка видов (т. е. метода «б») при сравнительно бедной флоре солончаковатых лугов не представилось возможным). Нетрудно видеть, что неравная представленность разных экологических групп в обоих случаях привела к не вполне удовлетворительному результату, и потому этот метод не может быть рекомендован для практики фитоиндикационных исследований.

В табл. 3 и 4 показано испытание метода «в». Нетрудно видеть, что полученные этим методом результаты также не удовлетворяют поставленной задаче, хотя четко проявляется закономерность повышения вероятности правильных оценок в крайних классах градиента. Кроме того, мы сталкиваемся со случаями, когда в одном из классов нет видов с модой, и тогда его оценка по методу Джеглама становится невозможной. Предпочтительнее те методики, где «работают» не только случаи присутствия, но и случаи отсутствия вида. Увеличение числа видов, вовлекаемых в оценку экотопа, резко повысит ее эффективность. Понятно, что сульфатное засоление в условиях лесостепных пойм делает экологические различия классов градиента менее существенными, чем у объекта Джеглама, и потому соответственно падает эффективность метода.

В целом же использование коэффициентов сходства для целей индикационной геоботаники представляет несомненный интерес и является примером простого и остроумного решения вопроса. Возникает лишь подзадача большей объективизации выделения экологических групп. Кроме того, поскольку растительность воспринимает среду по логарифмической шкале, градации оцениваемых классов не должны быть равными.

ЛИТЕРАТУРА

Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. — Василевич В. И. (1970). Второе совещание «Применение количественных методов при изучении структуры растительности». Бот. ж., 55, 1. — Викторов С. В., Е. А. Востокова, Д. Д. Вышивкин. (1962). Введение в индикационную геоботанику. — Грейг-Смит П. (1967). Количественная экология растений. — Карпов Д. Н. (1971). Градиентный анализ галофильных лугов пойм рек Башкирии. Уч. зап. Башк. гос. унив., 52, сер. биол. наук, 8.

Д. Н. Карпов и Б. М. Миркин.

г. Уфа.

(Получено 25 IV 1972).

УДК 019.941 : 581.9 : 551 : 42 (265.2)

S. B. Young. The vascular flora of St. Lawrence island with special reference to floristic zonation in the arctic regions. Contributions of the Gray Herbarium of Harvard University No. 201, 1971 : 11—115. (**С. Б. Янг.** Флора сосудистых растений острова Святого Лаврентия с особым вниманием к вопросу о флористической зональности в арктических районах)

YU. P. KOZHEVNIKOV. (A REVIEW)

Остров Св. Лаврентия расположен в южной части Берингова пролива и является участком суши, ботаническое исследование которого до последнего времени оставалось настолько же недостаточным, насколько и необходимым для разрешения некоторых проблем ботанической географии Берингийского сектора Арктики. Остров является американской территорией, хотя по биогеографическим и этническим связям он тяготеет к Азии, расстояние до которой в 3 раза меньше, чем до Аляски.

Рецензируемая работа Янга как раз заполняет пробел в ботанических знаниях об острове. Янг отмечает, что его заинтересованность флорой острова была вызвана значительно меньшим числом видов, известных для острова, по сравнению со смежными флорами Аляски (200 видов против 500), хотя геологическая история этих территорий имеет много общих черт. Янг предположил, что эта разница объясняется недостатком специальных исследований по флоре острова. Однако собственные исследования Янга увеличили список флоры острова менее, чем он ожидал. Сравнение флоры о. Св. Лаврентия с восточночукотскими флорами также свидетельствует о ее обедненности. Поэтому один из основных выводов Янга о неблагоприятном действии современных экологических процессов на флору о. Св. Лаврентия представляется убедительным. Работа состоит из двух разделов: 1) флора о. Св. Лаврентия, 2) флористическая зональность Арктики.

В первом разделе приводятся исторические и географические сведения, очерк физико-географических условий. Специальные главы посвящены погоде и климату острова, характеристике почв в связи с влиянием вечной мерзлоты. В общих чертах дано описание растительности и характерных для острова местообитаний. Естественно, что автор касается проблем, связанных с Берингийским мостом суши и его роли как рефугиума. Освещается вкратце история прежних исследований острова и приводится кратко и содержательно аннотированный список сосудистых растений о. Св. Лаврентия, включающий 238 видов.

Около половины площади острова занято равнинными низинами с высотой 30—40 м над ур. м.; другая половина гориста. Современный климат острова полярноморской, с коротким прохладным летом и со сравнительно большим для Арктики количеством осадков, частыми туманами. На северном побережье острова средняя температура июля 8°, февраля (самый холодный месяц) —16—20°; максимум осадков (50—60 мм) приходится на август-сентябрь; общее количество осадков 400 мм.

Растительность острова составляют большей частью травяные сообщества со сплошным покрытием на сырых местах. При этом очень мало дерниннообразующих видов. и даже *Eriophorum vaginatum* является большой редкостью. Слабо представлены сообщества кустарников.

На наш взгляд, очень удачно сделано описание наиболее важных типов местообитаний на острове. Янг понимает термин «местообитание» весьма широко. Им выделены четыре типа: 1) сырые тундры, 2) альпийские участки и каменистые осыпи, 3) мезоморфные тундры (луговины) и 4) водные местообитания. Кроме того, имеется категория «малых» местообитаний: окрестности строений, норы животных, места отдыха водоплавающих птиц, скелеты павших оленей, технические сооружения, галечники рек и участки вблизи снежников. Для исследователя Чукотки кажется странным, что последние два типа местообитаний не имеют существенного значения в ботанических ландшафтах острова.

Наибольшее распространение имеют два первых типа местообитаний. Заметим, что альпийская растительность в понимании Янга эквивалентна горной травянисто-кустарничковой (или кустарничково-лишайниковой) растительности, часто сильно разреженной. На о. Св. Лаврентия покрытие растительностью на горных местообитаниях колеблется от 50% до нуля. Мезоморфные тундры на острове, так же как и горные, включают целый ряд местообитаний в более узкой их трактовке. Эти тундры объединяют сравнительно глубокое протаивание грунта и образование арктических бурых почв. Тундры этого типа занимают 5—10% площади острова против 30—40%, занятых горными тундрами, и 50% — мокрыми тундрами; 90% сухопутной флоры встречается в этом типе тундр.

На острове не найдены некоторые виды, вполне обычные или даже являющиеся ценозообразователями на обоих берегах Берингова пролива. Многие из них производят огромное количество семян, разносимых ветром и, как полагает Янг, достигающих острова. В отсутствии этих видов на острове Янг видит проявление действия современных экологических процессов, препятствующих заселению острова растениями с материков. Однако едва ли может быть уверенность в том, что на остров действительно попадает большое количество диаспор с материка. В зимнее время, т. е. в период разноса значительной части диаспор, господствующее направление ветров, дующих в сторону острова, — северо-восточное, со стороны п-ова Сьюард. Но следует учесть, что помимо огромного расстояния между п-вом Сьюард и о. Св. Лаврентия перенос диаспор может также затруднять значительная гористость южной части полуострова.

С неблагоприятными современными физико-географическими условиями на острове, вероятно, связано исчезновение из состава его флоры некоторых растений, которые прежде мигрировали через Берингию из Азии в Америку или в обратном направлении. Несколько американских видов флоры острова неизвестны в Азии (*Carex lachenalii*, *C. jacobi-peteri*, *Saxifraga spicata*) или на Чукотке (*Conioselinum chinense*). Некоторые виды встречаются как большая редкость на востоке Чукотского полуострова, но неизвестны по крайней мере на огромном протяжении западнее. В целом же флора острова во многом сходна с некоторыми флорами Чукотского полуострова. По данным Янга, она более сходна с флорой о. Врангеля, чем с флорой Прибыловых островов, хотя растительность на последних имеет много общих черт с таковой о. Св. Лаврентия.

Сравнение обедненной флоры о. Св. Лаврентия с флорами других островов и с флорами материковых районов Арктики послужило Янгу для разработки оригинальной схемы флористической зональности всей Арктики.

Флора и растительность Арктики сравнительно однообразны и включают едва ли более 1000 видов сосудистых растений. В направлении с юга на север происходит выпадение ряда видов, которое почти не компенсируется появлением новых видов. Контролирующими являются не биотические, а климатические факторы, при этом малое число факторов, или даже один, в различных районах являются определяющими, лимитирующими.

Для установления флористических зон Янгом были использованы виды с циркумполярным или почти циркумполярным ареалом. Ему удалось установить, что независимо от меридионального сектора имеются группы видов, северные пределы распространения которых повсюду более или менее сходны, хотя широтное положение границ меняется от сектора к сектору. Иными словами, имеется некоторая концентрация северных границ ареалов широко распространенных в Арктике видов, причем эта концентрация (сгущение) имеет региональные особенности в разных частях Арктики. Полоса концентрации таких границ может быть очень расплывчата. Это особенно характерно для Евразии, где арктическая суша имеет вид узкой прибрежной полосы с отдельными группами островов к северу от нее.

При делении Арктики на флористические зоны естественно встает вопрос об ограничении территории самой Арктики. Янг принимает за южную границу Арктики северные пределы более или менее сплошного распространения лесов и считает, что деление Арктики на флористические зоны должно осуществляться на тех же основаниях, что и ее отграничение от Бореальной области. Таким образом, проведение границ флористических зон наталкивается на те же трудности, что и проведение южной границы Арктики. Янгом выделены четыре флористические зоны на основании группировки северных границ ареалов отдельных видов (см. рисунок). Группирование этих границ в известной мере условно, поскольку даже в одном и том же районе границы ареалов разных видов строго индивидуальны и обычно не связаны друг с другом, если не имеется мощного природного барьера, который может способствовать концентрации границ распространения ряда видов на небольшом пространстве.

I зона — высокоарктическая — включает не более 50 циркумполярных или почти циркумполярных видов. Характерно, что, несмотря на их распространение в высоких широтах и повсеместную встречаемость в низкоширотных районах Арктики, ни один из видов 1 зоны не является эдификатором сообществ в Субарктике (в южнотундровых районах с июльской изотермой более 5°).

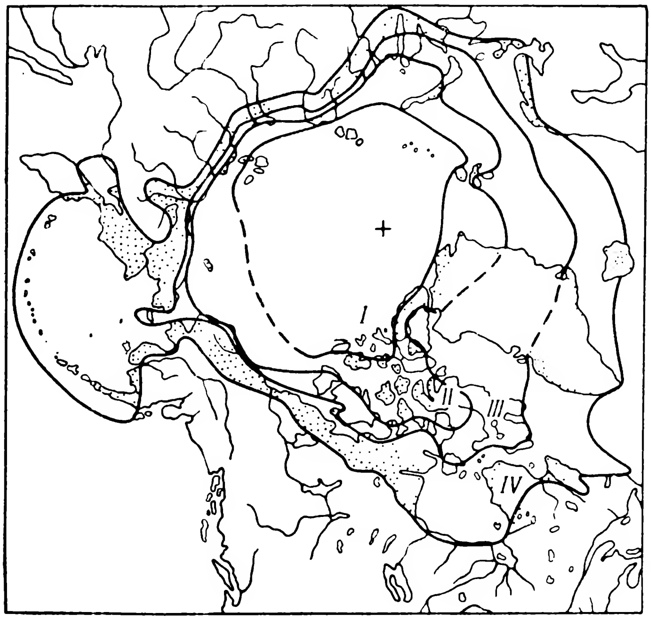
II зона захватывает из северных выступов материков только северные оконечности полуостровов Ямал, Таймыр и район мыса Барроу, а также Землю Пири. Флоры II зоны включают от 75 до 125 видов, из которых около 40 имеют в этой зоне северный предел своего распространения; зону II обычно также относят к высокой Арктике, ее флора слагается большей частью циркумполярными видами, и между флорами разных секторов этой зоны наблюдается большое сходство.

III зона является промежуточной между флористически бедными зонами I и II и флористически богатой «низкой Арктикой» (зоной IV). III зона в основном располагается вдоль северных оконечностей материков и региональные флористические черты разных ее секторов проявляются более отчетливо. В этой зоне проходят северные границы ареалов 50 циркумполярных видов.

IV зона включает региональные флоры с объемом свыше 200 видов (до 500) каждая. В IV зоне проходят северные границы свыше 50 видов.

Янг отрицает прямую зависимость флористических зон от исторических и географических факторов, выдвигая в качестве единственной причины современного характера распространения растений экологический контроль среды (разрядка наша, — *Ю. К.*). Однако, решая проблемы глобального масштаба, исследователь имеет очень мало оснований отрекаться от исторических закономерностей, в данном случае касающихся генезиса флор. В конце концов экологический контроль среды также является исторически обусловленным моментом. Правомерно уклониться от решения исторических вопросов и делать только снимок с натуры, но неправомерно отвергать постановку этих вопросов. Отрицание Янгом влияния географических факторов на особенности распространения растений выглядит просто недоразумением терминологического характера, поскольку Янг пользуется климадиаграммами, показывающими ход среднемесячных температур и осадков 30 метеостанций, расположенных в разных секторах Арктики. Разграничение географии и современной экологии является весьма дискуссионным вопросом, но метод изотерм (и других изолиний) всегда был рабочим методом географов и климатологов, а ботаники большей частью пользуются готовыми данными, как это делает и Янг, пользуясь сводкой Вальтера (1960 г.).

Янгом предложен оригинальный критерий для сравнительной характеристики климатической обстановки в разных районах Арктики. Этот критерий — *a* — сумма среднемесячных температур выше нуля — представляет характеристику термического режима вегетационного периода. Из климадиаграмм, приводимых Янгом для разных частей Арктики, следует, что: 1) сумма годовых среднемесячных температур не связана с флористическими зонами, так как в лесной зоне этот показатель может быть ниже, чем в высокой Арктике; 2) средняя годовая сумма осадков не показывает значимой корреляции с флористическими зонами; 3) летние температуры существенно влияют на положение границ флористических зон. Первая зона имеет *a* 0—6°, вторая 2—6°, третья 12—20°, четвертая 20—35°; лесная зона имеет критерий *a* выше 35°. Наблюдаемые в ряде случаев отклонения *a* от «нормальной» для той или другой зоны, как правило, сопровождаются соответствующими изменениями богатства флоры данного аномального района. Водные, приморские и «альпийские» (горные) виды более тесно зависят от специфических условий этих местообитаний, нежели от общего температурного режима местности, поэтому распространение этих групп видов слабо увязывается с флористической зональностью.



Границы четырех арктических флористических зон

Территория зон *II* и *IV* заштрихована;
территория зон *I* и *III* не заштрихована.
(По S. B. Young, 1971)

Связь между величиной *a* и северными пределами распространения растений зависит от критического количества тепла, необходимого для прохождения полного жизненного цикла растений, даже если жизнеспособные зрелые семена образуются не каждый год и не на каждом местообитании.

По богатству флоры могут быть предсказаны климатические особенности района этой флоры. Янг наглядно демонстрирует это на примерах о. Ян Майен и Внутреннего Фьордового района на западном Шпицбергене. Последний, согласно Янгу, представляет «островок» III зоны в пределах территории II зоны. Янг отвергает выдвинутое предыдущими исследователями положение о том, что в этом районе в период плейстоценового оледенения располагался рефугиум. Но отнесение Внутреннего Фьордового района к III зоне еще не объясняет того, как могло возникнуть «аномальное» богатство флоры в этом районе, столь удаленном от остальных участков III зоны. Напротив, гипотеза рефугиума исходит прежде всего из попыток объяснения этого феномена. Уместно отметить, что в геоморфологическом отношении внутренние части фьордов, по Эбби (E. C. Abbe, 1936), могут оставаться свободными ото льда в эпохи оледенений вследствие особого сочетания физико-географических причин. Гипотезы о локальных рефугиумах базируются в основном не на аномальном богатстве флор, а на концентрации изолированных местонахождений целого ряда видов на ограниченном пространстве. В этой связи заметим, что многие северные рефугиумы попадают в IV зону Янга, т. е. в настоящее время эти районы имеют нормальное видовое богатство для данной географической области. Вероятно, поэтому Янг ничего не говорит о рефугиумах IV зоны, за исключением Берингии, в отношении которой он ссылается на работу Хультéна (E. Hultén, 1937). О. Св. Лаврентия отнесен Янгом к III зоне вследствие обедненности флоры острова. Однако обедненность эта явно вторичная, вызванная резким изменением климата после погружения Берингии и монотонностью физико-географических условий острова, исключающей возможность сохранения здесь реликтов эпохи регрессии моря. Вместе с тем на острове имеется несколько видов, которые встречаются на Чукотке только в условиях более благоприятных, чем на о. Св. Лаврентия, что прямо указывает на некоторые реликтовые черты флоры острова.

В заключение отметим, что работа Янга является ценной не только в том отношении, что содержит список флоры о. Св. Лаврентия с подробной характеристикой физико-географической среды. Большой заслугой Янга нужно признать как саму постановку, так и разработку проблемы флористической зональности Арктики, что осуществлено впервые и что вносит определенный вклад в общую теорию биогеографии.

Работа Янга производит также приятное впечатление сочетанием лаконизма изложения с богатством полезной информации. Она превосходно иллюстрирована картографическим материалом и множеством климадиаграмм, поэтому перевод работы Янга, малодоступной советским читателям, на русский язык без сомнения был бы полезен для всех, кого интересуют проблемы флористики и географии растений.

Ю. П. Кожевников.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 29 XI 1972).

НАУКА ЗА РУБЕЖОМ

УДК 581.9+581.524 : 006.16 : 58 (437.6)

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ И ГЕОБОТАНИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В БОТАНИЧЕСКОМ ИНСТИТУТЕ СЛОВАЦКОЙ АКАДЕМИИ НАУК [1]

P. L. GORCHAKOVSKY. FLORISTICAL AND GEOBOTANICAL RESEARCH AT THE BOTANICAL INSTITUTE OF THE SLOVAK ACADEMY OF SCIENCES

В 1973 году исполнилось 20 лет со дня учреждения Словацкой Академии наук. Создание ее было знаменательным этапом в истории Словакии, прошедшей длинный путь борьбы за утверждение национальной науки и культуры.

Истоки ботаники в Словакии относятся к тому периоду, когда эта небольшая страна входила в состав «Венгерской коронной земли» монархии Габсбургов, официальным языком был провозглашен венгерский, на нем велось преподавание в школах и высших учебных заведениях, а публикация книг на словацком языке была запрещена.

Первую работу, затрагивающую флору Словакии, опубликовал К. Клузиус (Clusius, 1583); в ней наряду с другими данными приведен перечень видов растений, произрастающих в окрестностях Братиславы. Из последующих публикаций следует упомянуть труд Ст. Хорватовского (Horvátovsky, 1774), посвященный флоре окрестностей г. Трнава (вышла в свет только первая часть, работа осталась неоконченной), первую относительно полную флору района Братиславы и в то же время первую локальную флору Венгрии в границах той эпохи Ст. Лумницера (Lumnitzer, 1791), флору Главных Карпат Валенберга (Wahlenberg, 1814), где приводились данные о растениях Словацких Татр, работу Ст. Эндлихера (Endlicher, 1830) о флоре района Братиславы. Важной вехой в истории флористического изучения страны стала первая флора всей Словакии Г. Ройсса (Reuss, 1853); как одно из проявлений национального самоутверждения, она была напечатана на словацком языке, хотя официальным языком в общественной жизни того времени был венгерский. Из последующих публикаций заслуживают упоминания работы Й. Голубы (Holuby, 1888) по флоре района г. Тренчина, Ф. Бердау (Berdau, 1890) по флоре Татр.

Существенный вклад в познание флоры Словакии внесли многочисленные любители природы. Деятельность любителей ботаники стимулировали научные общества натуралистов и врачей, организованные в Братиславе, Тренчине и других городах. Значительная часть коллекций растений, собранных любителями, находится в гербарии Института природоведения Словацкого народного музея (Slovencké národné muzeum, Prirodovedný ústav) в Братиславе. Большую роль в создании этого гербария, насчитывающего 270 тысяч листов, сыграл А. Кметь (A. Kmeť). Гербарий производил обмен растениями, издавал эксикаты.

В тот период, когда часть Венгрии была оккупирована Турцией, в Тренчине существовал университет, где преподавание велось на венгерском языке. Словацкий университет в Братиславе был создан после первой мировой войны, однако ботаника в нем не была представлена. В период между первой и второй мировой войнами ботанические исследования велись в Словакии в небольшом масштабе, главным образом силами любителей и некоторых чешских ботаников (P. Sillinger и др.). Собственных кадров словацких ботаников по существу не было. В 1940 г. при университете в Братиславе был основан естественнонаучный факультет, где преподавание ботанических дисциплин организовал В. Набелек (V. Nábelek).

---

[1] Эта статья основана на личных впечатлениях, оставшихся после посещения академических научных учреждений Словакии в ноябре 1972 г. по приглашению Словацкой Академии наук. Кроме того, были использованы все доступные литературные источники. Автор благодарен словацким ботаникам, особенно Я. Михалко и Я. Футаку, за интересные беседы, позволившие автору более обстоятельно ознакомиться с историей и современным состоянием ботанических исследований в Словакии, и за предоставление необходимой литературы.

После учреждения Словацкой Академии наук в 1953 г. центром ботанических исследований в Словакии стал входящий в ее систему и основанный в том же году Ботанический институт (Botanický ústav SAV). Возглавляет институт в настоящее время И. Колек (J. Kolek), его заместитель и заведующий отделом геоботаники — Я. Михалко (J. Michalko).

Отделом систематики высших растений института руководит Я. Футак (J. Futák). При отделе имеется гербарий (около 100 000 листов), представляющий флору Словакии, Альп, Балкан и Передней Азии. Основные усилия сотрудников, начиная с 1955 г., сосредоточены на подготовке семитомной «Флоры Словакии». Это — коллективный труд, основную работу по его составлению выполняют словацкие ботаники, но в нем принимают также участие ботаники из Праги и ряда зарубежных стран (Венгрия, Польша, ГДР, Англия). При подготовке используются материалы гербариев, находящихся как на территории ЧССР, так и за рубежом (Музей естествознания в Будапеште).

Составители этого руководства понимают вид несколько уже, чем авторы известной Flora Europaea. Во «Флоре Словакии» приводятся ключи для определения семейств, родов и видов. Для каждого вида дается подробное морфологическое описание, характеристика известных разновидностей и форм, сообщаются необходимые сведения по биологии, экологии и фитоценологии (применительно к условиям Словакии). Описания видов, внутривидовых таксонов, а также рисунки сделаны в большинстве случаев по материалам из Словакии. Приводится также перечень известных местонахождений (по фитогеографическим районам) со ссылкой на фамилию коллектора или литературный источник. Литературные данные о распространении видов, опубликованные до 1952 г., цитируются сокращенно, по библиографической сводке Я. Футака и К. Домина (Futák, Domin, 1960).

Первый, вводный том «Флоры Словакии» («Flora Slovenska», 1966) содержит подробные сведения по морфологии и анатомии растений с прекрасными иллюстрациями, разъяснение всех употребляемых в книге специальных терминов, с указанием их латинских эквивалентов (J. Dostál, J. Futák), изложение принятой авторами последовательности семейств и высших таксонов сосудистых растений (F. A. Novák), а также фитогеографическое деление Словакии (J. Futák).

Второй том (1966) заключает в себе характеристики птеридофитов и голосеменных. Составители — Я. Футак, М. Ясичова (M. Jasičová) и Е. Схидлай (E. Schidlay). Во втором томе приведены 40 карт ареалов и 22 таблицы. Третий том сдан в печать. Нет сомнения, что это тщательно подготавливаемое и обстоятельное руководство займет достойное место среди современных локальных «Флор» Восточной Европы.

Наряду с подготовкой «Флоры» проводится монографическая обработка некоторых семейств (*Daucaceae* — A. Hlavaček), родов *Oenanthe* — (L. Bertová), *Anthyllis* — (M. Jasičová), *Galium* (K. Zahradniková), *Dianthus plumarius* — (E. Kmetová); в некоторых случаях для решения проблем систематики используются кариологические данные.

Кроме того, отдел систематики принимает участие в осуществлении двух международных программ по картированию ареалов, предоставляя материал о распространении растений на территории Словакии. Одна из них (координационный центр в Хельсинки) предусматривает составление атласа растений европейской флоры (в границах, принятых для «Flora Europaea»). Первый том этого атласа (Atlas Florae Europaeae, 1972) вышел в свет. Другая программа (координационный центр в Вене) ставит перед собой задачу составить карты ареалов растений Средней Европы в прямоугольнике, заключенном между 45 и 55° с. ш. и 6 и 19° в. д. от Гринвича. Пока опубликован только список растений, подлежащих картированию (Liste der Gefässpflanzen Mitteleuropas, 1967), и напечатаны карты ареалов 10 видов растений.

Основные направления работ отдела геоботаники института — монографическое изучение растительности отдельных районов Словакии, классификация и картография растительности. Словацкие ботаники опираются в основном на фитоценологическую методику Браун-Бланке, однако принимают несколько модифицированный ее вариант, уделяя, вслед за Р. Тюксеном, большее внимание локальным верным видам. Из числа монографий, освещающих растительность тех или иных районов Словакии, следует упомянуть труды о растительности Загорской низменности между р. Моравой и Малыми Карпатами (Krippelová, Krippel, 1956), Притисской низменности (Berta, 1970), горной области Вигорлат (Michalko, 1957), Кубинской Голи (Grebenščikov и др., 1956). В ряде работ дана монографическая характеристика отдельных типов растительности или формаций: заболоченных лугов и пастбищ Житного острова (Zahradniková-Rosetzká, 1965; Krippelová, 1967), лугов Кошицкой котловины (Špániková, 1971), дубовых лесов Нитрийского горного кряжа (Michalko, Džatko, 1965), рудеральных сообществ города Малацки (Krippelová, 1972).

В последнее время в отделе геоботаники проводится исследование дубовых лесов Карпат (доминанты — *Quercus pubescens*, *Q. robur*, *Q. petraea*) в их соотношении с аналогичными лесами других районов Европы (J. Michalko), пойменных лесов (доминанты *Populus nigra*, *P. alba*, *Salix fragilis*, *S. alba*, *Ulmus carpinifolia*, *U. laevis*, *Fraxinus angustifolia*, *Alnus glutinosa*) Притисской низменности (J. Berta), мохового покрова сосновых лесов в связи с выяснением его индикационного значения (A. Fekjačova). Ряд сотрудников занят изучением растительности межгорных котловин (D. Magic), ксеротермной растительности на доломитах и известняках (S. Maglocký), сукцессий прибрежной растительности в долине р. Попрад в Спишской котловине (M. Zaliberová), ценологии луговых сообществ Спишской котловины (A. Špániková), водной растительности Дунайской низменности (H. Šuchová). Представлено в отделе и одно из новых направлений — исследование сукцессий растительности на отвалах медных и сурьмяных рудников (V. Banasová).

Работы по картированию растительности Словакии запланированы на длительный период времени. Осуществляться они будут в три этапа. Первый этап — завершение карты растительности Словакии. Карта в оригинале составляется в масштабе 1 : 50 000, но будет опубликована в масштабе 1 : 200 000. Составителями принят принцип показа восстановленной естественной (коренной) растительности; вторичные (производные) растительные сообщества и сельскохозяйственные угодья на этой карте не отражены. В тех случаях, когда уже невозможно установить характер растительного покрова на месте современных культурных земель, карта будет показывать потенциальную растительность (т. е. растительность, которая должна сформироваться в соответствующих местообитаниях после прекращения антропогенных воздействий). Основные подразделения растительности, отражаемые на карте, совпадают приблизительно с союзами по системе Браун-Бланке, а в некоторых случаях — с единицами более низкого ранга (вплоть до ассоциаций). Намечено опубликовать карту и пояснительный текст к ней в 1975 г. На основе этих материалов предполагается также составить в масштабе 1 : 500 000 карту растительности для национального географического атласа.

На втором этапе намечено составление и опубликование локальных геоботанических карт, содержащих более детальную характеристику растительности (например, в масштабе 1 : 50 000). В основе этих карт будет лежать другой принцип: показ современной естественной и культурной растительности. Однако система дополнительных обозначений будет давать представление и о восстановленном коренном растительном покрове. В связи с тем, что первый этап картирования приближается к завершению, работы в этом направлении уже начаты в некоторых районах Словакии. На третьем этапе намечено разрабатывать принципы использования геоботанических карт для нужд сельского, лесного хозяйства и охраны природы.

Словацкая Академия наук издает журнал «Биология» («Biologia»), его ботаническая серия выходит четырьмя выпусками в год. Более крупные работы печатаются в серии «Биологические труды» («Biologické práce»). Некоторые монографии по растительности Словакии выходят в серии «Растительность ЧССР, сер. Б» («Vegetace ČSSR, ser. B»); в ней, кроме уже упомянутой работы Я. Берты (Berta, 1970), опубликована монография Э. Хадача (Chadač, 1970) о растительности известнякового массива Беланских Татр.

Даже краткий и далеко не полный обзор выполненных работ убедительно показывает, что за сравнительно небольшой 20-летний период, прошедший после учреждения Словацкой Академии наук и образования в ее системе Ботанического института, в Словакии широко развернулись флористические и геоботанические исследования. Благодаря разнообразию форм рельефа и растительности, своеобразному положению на стыке ряда важных ботанико-географических рубежей, богатству флоры, сложенной весьма разнородными генетическими элементами, Словакия представляет очень интересный объект для ботанических исследований. Работы большинства словацких ботаников отличает высокий методический и теоретический уровень, тщательность сбора и обработки материала. Результаты их исследований выходят далеко за республиканские рамки, они очень важны для понимания истории флоры и растительности Евразии, общих закономерностей структуры, распределения и динамики растительного покрова.

ЛИТЕРАТУРА

Atlas Florae Europaeae. (1972). Distribution of vascular plants in Europe. 1. *Pteridophyta*. Edited by Jaakko Jalas and Juha Suominen. — Berdau F. (1890). Flora Tatr, Pienin i Beskidu zachodniego. — Berta J. (1970). Pflanzengesellschaften und Bodenverhältnisse der Slovakischen Theisebene. Vegetace ČSSR, ser. B. — Chadač E. (1970). Die Pflanzengesellschaften des Tales «Dolina Siedmich Pramenov» n der Belaner Tatra. Vegetace ČSSR, ser. B. — Clusius C. (1583). Rariorum aliquot stirpium per Pannoniam, Austriam et vicinas quasdam provincias observatarum historia, quatuor libris expressa. — Endlicher St. (1830). Flora Posoniensis exhibens plantas circa Posonium sponte crescentes aut frequentius cultas, methodo naturali dispositas. — Flora Slovenska. I (1966), II (1966). Red. Jan Futák. — Futák J., K. Domin. (1960). Bibliografia k flóre ČSR. — Grebenščikov O., J. Michalko, A. Hlavácek, K. Zahradniková, D. Brillová. (1956)· Geobotanický a floristický náčrt Kubinskej Hole. — Holuby J. (1888). Flora des Trencsiner Comitates. — Horvátovsky St. (1774). Flora Tyrnaviensis indiena. Pars prima.— Krippelová T. (1967). Vegetácia Žitného ostrova. Spoločenstvá pastvìn a rekonstrúkcia vegetácie. Biologické práce, 13, 2. — Krippeová T. (1972). Ruderálne, spoločenstvá mesta Malaciek. Biologicke prace, 18, 1.— Krippelová T., E. Krippel. (1956). Vegetacné pomery Záhoria. 1. Viate piesky. — Liste der Gefässpflanzen Mitteleuropas. (1967).— Lumnitzer St. (1791). Flora posoniensis exhibens plantas circa posonium sponte crescentes secundum systema sexuale Linnaeanum digestas. — Michalko J. (1957). Geobotanické pomery Pohoria Vihorlatu. — Michalko J., M. Džatko. (1965). Fitocenologická a ecologická charakteristika rastlinnych spoločenstiev lesa Dubnik pri Seredi. Biologické práce, 11, 5. — Reuss G. (1853). Května slovenska čili opis všech jevnosnubných na Slovensku divorostaucich a mnohých zahradnich zrostlin podlé saustavy De Candolleovy. — Špánicová A. (1971). Fytocenologická stúdia lúk juhozápadnej časti Košickej kotliny. Biologické práce, 27, 2. — Wahlenberg G. (1814). Flora Carpatorum principalium exhibens plantas in montibus carpaticus inter flumina Waagumet Dunajets eorumque ramos cervam et Popradum crescentes. — Zahradniková-Rosetzká K. (1965). Geobotanická charakteristika slatinných lúk a pasenkov (Molinion Koch, 1926) na Žitnom ostrove. Biologické práce, 11, 5.

П. Л. Горчаковский

Институт экологии растений и животных
Уральского научного центра
Академии наук СССР,
Свердловск.

(Получено 6 IV 1973).

ХРОНИКА

УДК 727.65 : 378.4 (571.16)

В ГЕРБАРИИ ИМЕНИ П. Н. КРЫЛОВА ПРИ ТОМСКОМ УНИВЕРСИТЕТЕ

A. V. POLOZHIY. IN THE P. N. KRYLOV HERBARIUM AT THE TOMSK UNIVERSITY

В связи с решениями секции химико-технологических и биологических наук Президиума АН СССР (1971) и Научного совета по проблеме «Биологические основы рационального использования и охраны растительного мира» (1972) о перспективах развития систематики растений в СССР и задачах подготовки кадров в этой области представляет интерес информация о состоянии и деятельности крупных Гербариев как базы для развития исследовательской работы и подготовки кадров по систематике и флористике. К числу таких Гербариев относится Гербарий им. П. Н. Крылова при Томском университете.

Краткая история возникновения и развития Гербария им. П. Н. Крылова

Гербарий при Томском университете основан П. Н. Крыловым в 1885 г., еще до открытия университета. С первых лет своего существования он развивался по строго продуманному плану.

Крыловым был разработан оригинальный способ хранения и оформления коллекций растений: для основных коллекций все растения монтируются на однотипной бумаге стандартного размера и укладываются в картонные коробки определенной конструкции. Был разработан и принят единый тип этикетирования коллекций (определенная форма и размер этикеток на лицевой стороне коробок, навесных ярлычков и этикеток для каждого гербарного листа). Эти правила строго соблюдались и в дальнейшем, при оформлении всех основных отделов Гербария. Принятый в Гербарии Томского университета порядок хранения коллекций обеспечивает их хорошую сохранность, быстроту и удобство пользования и эстетику, необходимую в музейном деле.

В Гербарии Томского университета была создана первая на русском языке флористическая сводка по обширному району Сибири — «Флора Алтая и Томской губернии». Позднее Крылов приступил с помощью своих учеников и помощников к созданию многотомного капитального труда «Флоры Западной Сибири».

В Гербарии Томского университета была создана своя ботаническая школа. К ней относятся такие крупные специалисты, как В. В. Ревердатто, Л. П. Сергиевская, К. А. Соболевская, А. В. Куминова, Л. В. Шумилова и другие, внесшие значительный вклад в развитие ботанической науки.

С 1932 г., после смерти П. Н. Крылова, заведование Гербарием было возложено на его ближайшую ученицу и помощницу Л. П. Сергиевскую.

Л. П. Сергиевская в течение 39 лет (1932—1970) непрерывно возглавляла Гербарий им. П. Н. Крылова. Ее самоотверженный труд, глубокие знания по флоре Сибири, исключительные способности к ведению гербарного дела способствовали тому, что Гербарий им. П. Н. Крылова вырос до уровня крупного научного учреждения.

Гербарий занимает 4 зала, общей площадью 300 м^2 в главном корпусе университета. Его коллекции подразделены на 12 отделов и размещаются в 55 типовых шкафах. Объем коллекций к 1970 г. достиг 400 000 гербарных листов. Были созданы флористические и географические картотеки, дающие ценные материалы для составления «Флор» и картирования ареалов. Библиотека Гербария, содержащая многие классические труды — Линнея, Декандолля, Энглера, Буассье, Гмелина, Палласа, атласы рисунков растений к трудам Палласа и Ледебура и другие ценные и редкие издания, систематически пополнялась отечественной и иностранной литературой.

Сергиевской было завершено издание 12-томной «Флоры Западной Сибири» и собраны обширные материалы по Забайкалью. 2 выпуска «Флоры Забайкалья» ею были напечатаны, а 2 следующие сданы в издательство (вышли в свет уже после смерти автора). Коллективом авторов во главе с В. В. Ревердатто продолжалась работа по флористическому изучению Приенисейской Сибири и изданию «Флоры Красноярского края».

Развитие Гербария им. П. Н. Крылова за последние 10 лет

Представляет интерес проследить развитие Гербария им. П. Н. Крылова за последнее десятилетие.

Из показателей развития Гербариев основное значение имеют рост коллекций и научная ценность вновь поступающих материалов (из малоизученных, труднодоступных районов, по отсутствующим в коллекциях видам, редким видам и т. д.).

В связи с открытием в 1968 г. Научно-исследовательского института биологии и биофизики при Томском университете и двух ботанических лабораторий в его составе (лаборатория флоры и растительных ресурсов и лаборатория геоботаники) резко увеличились масштабы экспедиционных исследований, проводимых ботаниками Томского университета. Экспедиции, охватывающие малоизученные горные и высокогорные районы Тувы, Западного Саяна, Алтая, доставляют в Гербарий высококачественные и ценные в научном отношении материалы. Обмен коллекциями с гербариями Канады, Дании, Румынии, Финляндии, Чехословакии, Японии и некоторых других стран, а также с некоторыми гербариями внутри стран способствует пополнению общего отдела Гербария им. П. Н. Крылова.

За последние 10 лет (особенно за последние 5 лет) существенно пополнились основные отделы Гербария (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Рост основных коллекций Гербария им. П. Н. Крылова (1961—1971 гг.)[1]

Отдел Гербария	1961 г.		1971 г.	
	количество гербарных листов	количество видов	количество гербарных листов	количество видов
Западная Сибирь	54500	2850	58852	2981
Красноярский край	30000	Не учтено	36016	2014
Восточная Сибирь	31000	1950	39819	2253
Тува и Монголия	10000	1690	10900	1750
Средняя Азия	36200	4870	39041	4900
Общий гербарий	52000	13500	56200	14000

Во всех 12 отделах Гербария им. П. Н. Крылова, кроме 6 перечисленных, имеются отделы: арктический, тропический, гербарий мхов, гербарий лишайников, учебный и дублетный; в настоящее время насчитывается около 405 000 гербарных листов. Несмотря на интенсивное пополнение дублетного отдела, количество гербарных листов в нем удерживается на уровне 100—102 тысяч, что связано с систематическим использованием дублетных материалов для обмена и шефской помощи многим вузам и научно-производственным организациям Сибири.

Поступление новых материалов в коллекции Гербария им. П. Н. Крылова по годам показано в табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

Поступление гербарных материалов (листов) в коллекции Гербария им П. Н. Крылова по годам (1962—1972)

Год	Из экспедиций Томского университета	По обмену	Всего	Год	Из экспедиций Томского университета	По обмену	Всего
1962	3903	1988	5891	1968	3556	734	4290
1963	5320	1530	6850	1969	6200	681	6881
1964	5000	840	5840	1970	4500	868	5368
1965	3088	2544	5632	1971	4200	633	4833
1966	4000	2267	6267	1972	7140	2290	9430
1967	3483	1414	4897				
				Всего	50390	15789	66179

---

[1] Рост коллекций показан за период 1961—1971 гг., поскольку поступившие в 1972 г. материалы еще не инсерированы в основные коллекции.

На основе обработки вновь поступивших материалов по территории Сибири проводилось пополнение флористических картотек по отделам. Флористические картотеки в целом включают в настоящее время свыше 1 000 000 карточек.

В 1972 г. впервые в Гербарии им. П. Н. Крылова проведена инвентаризация типового материала. Выяснено, что в Гербарии хранится типовой материал (голотипы, изотипы, синтипы) по 149 видам, описанным в основном из Сибири. Составлена книга учета типов, хранящихся в Гербарии им. П. Н. Крылова, с указанием издания, где вид опубликован, места его в системе и признаков отличия от близких видов. Начата работа по созданию коллекции семян дикорастущих видов.

Библиотека Гербария им. П. Н. Крылова содержит в настоящее время свыше 11 000 изданий. За последние годы она получила хорошее пополнение в виде ценной библиотеки В. В. Ревердатто (более 800 томов), переданной по его завещанию в дар Гербарию, а также ряда ценных изданий (106 томов), переданных научной библиотекой Томского университета (в их числе Boissier, Flora orientalis; Hooker, The flora of British India; Hegi. Illustrierte Flora von Mittel-Europa; Hultén, Flora of Alaska and Jukon и др.). Библиотека Гербария ежегодно пополняется новой отечественной и иностранной специальной литературой (главным образом в порядке обмена). В Гербарии существует и со временем совершенствуется система каталогов литературы. Имеются каталоги: по авторам, систематический каталог, каталог по названиям растений, по рисункам растений, каталог авторефератов и др.

Создателями Гербария в Томском университете — П. Н. Крыловым и Л. П. Сергиевской — были введены и до сих пор соблюдаются строгие правила пользования коллекциями. Работающие в Гербарии ботаники, как местные, так и иногородние, пользуются коллекциями только через лаборанта или научного сотрудника Гербария, в обязанность которого входит контроль не только за сохранностью растений, но и правильностью укладки в коробку. Впервые приезжающим для работы в Гербарий выдаются «Правила работы с коллекциями и пользования библиотекой в Гербарии им. П. Н. Крылова».

Научно-исследовательская деятельность Гербария им. П. Н. Крылова в настоящее время

На протяжении многих лет создалась тесная научная связь в деятельности Гербария Томского университета и центрального Гербария нашей страны — Гербария им. В. Л. Комарова при Ботаническом институте АН СССР.

Томские ботаники не только систематически посещали и посещают ботанический центр в Ленинграде для работы с коллекциями и литературой, но и всегда безотказно получают консультации от высококвалифицированных специалистов. За последнее время связь Гербария им. П. Н. Крылова с Гербарием БИН АН СССР еще усилилась благодаря тому, что труд редактора основной работы, которая издается в настоящее время Гербарием Томского университета, — «Флоры Красноярского края», согласился взять на себя С. К. Черепанов.

Основные темы, по которым проводится в настоящее время работа в Гербарии им. П. Н. Крылова, — это изучение флоры Красноярского края и картирование ареалов лекарственных растений на территории Сибири, подготовка соответствующих изданий.

В 1971 г. вышел в свет выпуск 5, часть 2 «Флоры Красноярского края» (сем. *Betulaceae* — *Amaranthaceae*), следующий выпуск (сем. *Portulacaceae* — *Menispermaceae*) находится в печати; в 1973 г. сдан в издательство еще один выпуск (сем. *Papaveraceae* — *Crassulaceae*).

В настоящее время для «Флоры Красноярского края» заканчивается обработка семейства розоцветных, обрабатываются зонтичные, молочайные, фиалковые, бурачниковые, норичниковые.

Картирование ареалов лекарственных и перспективных для медицины растений проводится томскими ботаниками с участием группы ботаников Ленинградского университета и Всесоюзного института лекарственных растений, осуществляется большая комплексная работа по составлению «Атласа ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР» под общим руководством проф. А. И. Толмачева. На базе томского Гербария проводятся также работы по выявлению ресурсов лекарственных растений Сибири и по изучению растительности пойм крупных сибирских рек; исполнителями являются в основном сотрудники ботанических лабораторий НИИ биологии и биофизики с участием сотрудников Гербария и кафедры ботаники Томского университета.

В связи с экспедиционным изучением ресурсов лекарственного растительного сырья на территории Тувы накапливаются и обрабатываются материалы по флоре Тувы.

Кроме ботаников Томского университета, в Гербарии им. П. Н. Крылова ежегодно работает от 25 до 30 человек по темам, связанным с изучением флоры и растительности Сибири. Это главным образом сотрудники вузов и академических институтов Сибири из Новосибирска, Красноярска, Омска, Иркутска, Якутска, Улан-Удэ, реже из Москвы, Ленинграда и других городов СССР.

Гербарий им. П. Н. Крылова как учебная база

Гербарий Томского университета наряду со своими научными задачами служит базой для подготовки кадров ботаников. Регулярно пополняемый учебный отдел Гербария обеспечивает демонстрационным материалом все ботанические курсы (морфология, систематика, экология растений, ботаническая география, специальные курсы). Из дублетного отдела, по заявкам преподавателей, выдаются растения для практических занятий.

Студенты биолого-почвенного факультета знакомятся лично с коллекциями Гербария и посещают тематические экскурсии, организуемые Гербарием. Но особенно большую роль Гербарий играет в организации самостоятельной исследовательской работы студентов, специализирующихся по кафедре ботаники. Студенты после 2-го курса (а некоторые и раньше) начинают работать в Гербарии, подготавливаются к участию в экспедициях. Возвращаясь из экспедиций со своими материалами, они становятся уже постоянными сотрудниками Гербария. Здесь они всегда обеспечены консультациями и специальной литературой. На базе Гербария выполняются курсовые и дипломные работы студентов-ботаников. Студенты старших курсов нередко принимают участие в работах по научной тематике Гербария, являются соавторами статей и научно-популярных брошюр. При длительной работе в Гербарии у них усиливается интерес к науке, они ближе знакомятся со специальной литературой и приобретают навыки исследователя.

На базе Гербария им. П. Н. Крылова выполняют свои работы аспиранты. подготавливаемые как для всего университета и института, так и для других вузов Сибири.

Научно-просветительная работа Гербария

Гербарий им. П. Н. Крылова проводит также значительную популяризаторскую и научно-просветительную работу. Для студентов медицинских и педагогических вузов, учащихся сельскохозяйственных и фармацевтических школ, работников сельского хозяйства, аптек, учителей и учеников старших классов проводятся экскурсии по Гербарию, знакомящие с его историей, значением и современной деятельностью. Проводятся также тематические лекции-экскурсии по темам, связанным с познанием растительности Сибири, перспективами использования растительных ресурсов и задачами охраны растительных богатств Сибири.

В связи с тематикой популярных лекций в Гербарии подготовлены специальные демонстрационные коллекции: лекарственные растения, важнейшие кормовые травы, сорные и ядовитые растения, типичные виды высокогорной флоры Сибири и др. Ежегодно в Гербарии проводится от 50 до 60 лекций-экскурсий.

По многочисленным просьбам сельскохозяйственных организаций, лесхозов, аптекоуправлений, учебных заведений в Гербарии подготавливаются специальные коллекции растений с объяснительным текстом.

Гербарий им. П. Н. Крылова пользуется широкой известностью. Он привлекает всеобщее внимание своим образцовым порядком, тщательным оформлением коллекций, хорошо отработанной системой информации, удачным решением многих вопросов, которые принято относить к научной организации труда.

Нужны ли Гербарии в университетах?

В статье А. К. Скворцова и Г. М. Проскуряковой, опубликованной в «Ботаническом журнале» (№ 1, 1973 г.), был поднят вопрос о том, что в связи с наметившейся за последние годы тенденцией к «перевершиниванию» в развитии гербариев, находящихся в системе Академии наук, по сравнению с университетскими гербариями, существование последних нецелесообразно. В частности, речь идет о передаче Гербария Ташкентского университета Институту ботаники АН Узбекской ССР и прогнозируется подобное же решение в отношении Гербария Томского университета. Мы придерживаемся другого мнения в этом вопросе и считаем необходимым его обосновать.

В современный период, когда университеты призваны играть роль крупных учебно-научных центров, в частности по биологическим наукам, Гербарии в университетах, подготавливающих кадры в области систематики растений, флористики и ботанической географии, приобретают особенно важное значение. Гербарии не создаются в короткий срок, а без Гербария, достигшего достаточно высокого уровня, невозможно как развитие серьезных исследований по вышеперечисленным отраслям ботаники, так и подготовка кадров. В связи с этим подготовка кадров ботаников возможна только в тех относительно немногих университетах нашей страны, которые имеют крупные гербарии.

Университетские гербарии имеют наряду с научными свои специальные задачи, которые нельзя недооценивать. В кадрах систематиков и флористов с каждым годом у нас в стране ощущается все больший недостаток.

Было время, когда преподаватели университетов, загруженные учебной работой, имели ограниченные возможности для ведения научных исследований. Но даже в те годы ботаники ряда университетов внесли весомый вклад в развитие науки. В настоящее время все крупные университеты имеют проблемные лаборатории и научно-исследовательские институты, и это — надежный путь превращения университетов в учебно-научные центры. Гербарий соответствующего уровня представляет собой ботанический научно-исследовательский институт в системе университета.

Интенсивное развитие за последние годы Гербариев в академических институтах является хорошим показателем нарастания темпов ботанических исследований в нашей стране. Но это совсем не значит, что возникает «перевершинивание», подавление академическими гербариями университетских гербариев.

Гербарии могут иметь и несколько различную тематическую направленность, что вполне целесообразно. Например, в гербариях ботанических садов, в отличие от гербариев университетов и ботанических институтов АН, занимающихся изучением дикорастущей флоры и растительности, должны создаваться наиболее богатые коллекции культурных растений и интродуцентов, отвечающие основному направлению их работы.

Развитие гербариев как на базе академических институтов, так и на базе некоторых университетов при установлении между ними хороших контактов, координации и взаимопомощи будет, по-видимому, в наибольшей степени способствовать расширению и углублению ботанических исследований и делу подготовки ботанических кадров.

Что касается Гербария Томского университета, он имеет особое историческое значение как Гербарий первого Сибирского университета, первый научный центр изучения флоры и растительности Сибири.

Гербарий им. П. Н. Крылова пользуется заслуженной известностью как уникальный Гербарий. По постановке гербарного дела, как было отмечено на последнем делегатском ботаническом съезде в 1969 г., Гербарий Томского университета занимает одно из первых мест среди гербариев нашей страны.

В 1975 г. исполнится 90 лет со времени основания Гербария при Томском университете. Мы надеемся, что Гербарий им. П. Н. Крылова, достигший зрелости, будет и дальше развиваться, совершенствоваться и еще более полноценно использоваться как для развития ботаники, так и для подготовки кадров ботаников.

А. В. Положий.

**Томский
государственный университет.**

(Получено 23 IV 1973).

ИСПРАВЛЕНИЕ

В Ботаническом журнале № 4 за 1973 год в статье И. Д. Кильдюшевского „В защиту флористических обследований по квадратам“ в таблице 1 (стр. 521) по вине автора допущена ошибка. Вместо *B. ventricosa* следует читать *Lophozia ventricosa.*

Vol. LVIII *№ 10*

October, 1973.

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U. S. S. R.

CONTENTS

Page

Jan Jeník. Root structure and underground phytomass in equatorial forests . . . 1397

E. A. Miroslavov and **M. P. Zhigar.** Electron microscopic study of the outer walls of epidermal cells in *Poa annua* L., *Dactylis glomerata* L. and *Leymus racemosus* (Lam.) Tzvel. 1407

I. E. Ivanova. On the taxonomy of *Lemnaceae* S. Gray 1413

T. V. Falkova. Seasonal changes of thermoresistance of higher plants' cells in conditions of subtropics of Mediterranean type 1424

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH 1439

A. Z. Alterman, L. A. Rastrigin and **G. S. Sabardina**. On the application of the theory of recognizing of images to geobotany. (1439). **V. D. Lopatin.** Changes in the layer stratification of grassland stand after fertilization. (1455).

NEW TAXA 1462

V. P. Botschantzev. Species of the subtribe *Kochieae* Moq. (fam. *Chenopodiaceae*) from South and South-West Africa. (1462).

REPORTS 1464

E. A. Yurova. Study of grass cover synusiae in deciduous forests of Vladimir Region (1464). — **E. A. Tikhmenev** and **V. P. Levkovsky.** Anthecological studies of grasses in arctic tundras of Wrangel Island. (1474). — **M. G. Pimenov** and **L. I. Sdobnina.** On some species of *Libanotis* (Hall.) Zinn, described for Kazakhstan. (1485).— **I. V. Grushvitzky** and **N. T. Skvortsova.** *Schefflеropsis* Ridl. — the new genus for the North Vietnam flora and representative of the oldest tribe of *Araliaceae.* (1492). — **G. A. Komar.** Arilloids of some *Scilla* species. (1503).— **A. M. Bylova** and **N. P. Grosheva.** Morphological and physiologo-biochemical characteristics of age states of *Libanotis intermedia* Rupr. (1508). — **Yu. G. Popov** and **S. E. Shchelkunova.** Regeneration of *Rubus idaeus* L. stem apex in vitro in connection with the presence of growth regulators in the nutrient medium. (1515). — **V. E. Moskalyova** and **Z. E. Bryantseva.** Study of tracheids' cell wall ultrastructure in *Larix dahurica* Turcz. (1520). — **L. A. Filippova, N. S. Mamushina** and **O. V. Zalensky.** Effect of light intensity on the transport of assimilates from chloroplasts in *Chlorella pyrenoidosa* Chick. (1528). — **Sh. Khuzhanazarov, G. P. Borshchenko** and **E. A. Sherstnev.** Immunological study of histone components of plant chromatin in conditions of boron deficit. (1534). — **R. N. Shlyakov.** Some results of the study of *Hepaticae* from the European and West-Siberian North of the U. S. S. R. (1536). —**M. P. Shilov.** To the ecology of some rare aquatic plants on the northern limits of their area. (1554).

REVIEWS 1560

P. L. Gorchakovsky. *P. Plesnik.* The upper tree limit in the Vysoky and Belansky Tatras. 1972. (1560). — **D. N. Karpov** and **B. M. Mirkin.** *Jeglum* J. K. Plant indicators of pH and water level in peatlands at Candle Lake, Saskatchewan. 1971. (1561).— **Yu. P. Kozhevnikov.** *S. B. Young.* The vascular flora of St. Lawrence island with special reference to floristic zonation in the arctic regions. 1971. (1566).

SCIENCE ABROAD 1570

P. L. Gorchakovsky. Floristical and geobotanical research at the Botanical Institute of the Slovak Academy of Sciences. (1570).

CHRONICLE 1574

A. V. Polozhiy. In the P. N. Krylov Herbarium at the Tomsk University. (1574).

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Ян Еник. Структура корневых систем и подземная фитомасса в экваториальных лесах . . . 1397

Е. А. Мирославов и М. П. Жигар. Электронномикроскопическое изучение наружных стенок эпидермальных клеток *Poa annua* L., *Dactylis glomerata* L. и *Leymus racemosus* (Lam.) Tzvel. . . . 1407

И. Е. Иванова. К систематике семейства *Lemnaceae* S. Gray . . . 1413

Т. В. Фалькова. Сезонные изменения теплоустойчивости клеток высших растений в условиях субтропиков средиземноморского типа . . . 1424

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ . . . 1439

А. З. Альтерман, Л. А. Растригин и Г. С. Сабардина. О применении теории распознавания образов в геоботанике. (1439). — **В. Д. Лопатин.** Изменение ярусного расчленения травостоя лугов при удобрении. (1455).

НОВЫЕ ТАКСОНЫ . . . 1462

В. П. Бочанцев. Виды подтрибы *Kochieae* Moq. (сем. *Chenopodiaceae*) Южной и Юго-Западной Африки. (1462).

СООБЩЕНИЯ . . . 1464

Э. А. Юрова. Изучение синузий травяного покрова лиственных лесов Владимирского ополья. (1464). — **Е. А. Тихменев и В. П. Левковский.** К антэкологии злаков арктической тундры острова Врангеля. (1474). — **М. Г. Пименов и Л. И. Сдобнина.** О некоторых видах *Libanotis* (Hall.) Zinn, описанных из Казахстана. (1485). — **И. В. Грушвицкий и Н. Т. Скворцова.** Новый для флоры Северного Вьетнама род *Scheffleropsis* Ridl. — представитель древнейшей трибы сем. *Araliaceae*. (1492).— **Г. А. Комар.** Ариллоиды некоторых видов *Scilla*. (1503). — **А. М. Былова и Н. П. Грошева.** Морфологическая и физиолого-биохимическая характеристика возрастных состояний у *Libanotis intermedia* Rupr. (1508). — **Ю. Г. Попов и С. Е. Щелкунова.** Регенерация верхушки стебля *Rubus idaeus* L. in vitro, в связи с наличием в питательной среде регуляторов роста. (1515).— **В. Е. Москалева и З. Е. Брянцева.** Исследование ультраструктуры клеточной стенки трахеид *Larix dahurica* Turcz. (1520).— **Л. А. Филиппова, Н. С. Мамушина и О. В. Заленский.** Влияние интенсивности света на отток ассимилятов из хлоропластов у *Chlorella pyrenoidosa* Chick. (1528). — **Ш. Хужаназаров, Г. П. Борщенко и Е. А. Шерстнев.** Иммунологическое исследование гистоновых компонентов хроматина растений при дефиците бора. (1534).— **Р. Н. Шляков.** Некоторые результаты изучения печеночных мхов европейского и западносибирского севера СССР. (1536).— **М. П. Шилов.** К экологии некоторых редких водных растений на северном пределе их распространения. (1554).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ . . . 1560

П. Л. Горчаковский. *П. Плесник.* Верхняя граница леса в Высоких и Беланских Татрах, 1972. (1560).— **Д. Н. Карпов и Б. М. Миркин.** *Дж. К. Джеглам.* Растительные индикаторы pH и уровни залегания воды на болотах в окрестностях Кэндл, Саскетчеван. (1561). — **Ю. П. Кожевников.** *С. Б. Янг.* Флора сосудистых растений острова Святого Лаврентия с особым вниманием к вопросу о флористической зональности в арктических районах. (1566).

НАУКА ЗА РУБЕЖОМ . . . 1570

П. Л. Горчаковский. Флористические и геоботанические исследования в Ботаническом институте Словацкой Академии наук. (1570).

ХРОНИКА . . . 1574

А. В. Положий. В Гербарии имени П. Н. Крылова при Томском университете. (1574).

К ст. Е. А. Мирославова и М. П. Жигар, стр. 1408

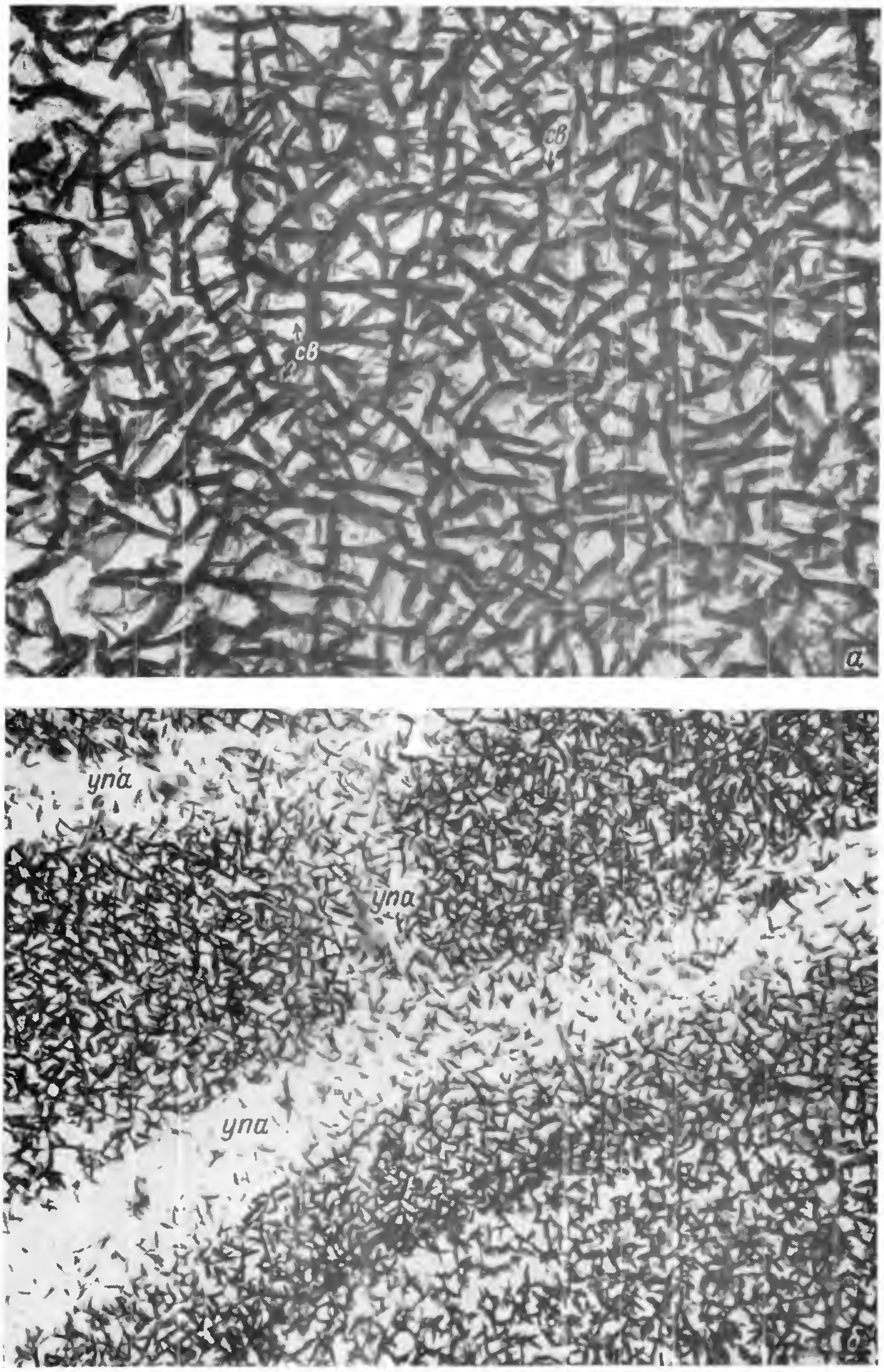


Таблица I

Восковые отложения на наружных стенках эпидермальных клеток листа у злаков

а — восковые отложения на поверхности эпидермальной клетки, расположенной над мезофиллом (абаксиальная сторона) листа *Leymus racemosus* (Lam.) Tzvel.; *стрелками* показаны отдельные стерженьки; увел. 9000; *б* — восковые отложения на адаксиальной поверхности листовой пластинки ***Poa annua*** L. (участок над мезофиллом); видны полосы разряжения в распределении поверхностного воска, приуроченные к антиклинальным стенкам; увел. 4300

Обозначения к табл. I—IV: *к* — кутикула; *кс* — кутинизированный слой; *д* — дендриты; *ц* — целлюлозная часть клеточной оболочки; *св* — стерженьки воска; *пв* — пластинки воска; *упа* — участок поверхности, расположенный над антиклинальной стенкой

К стр. 1408

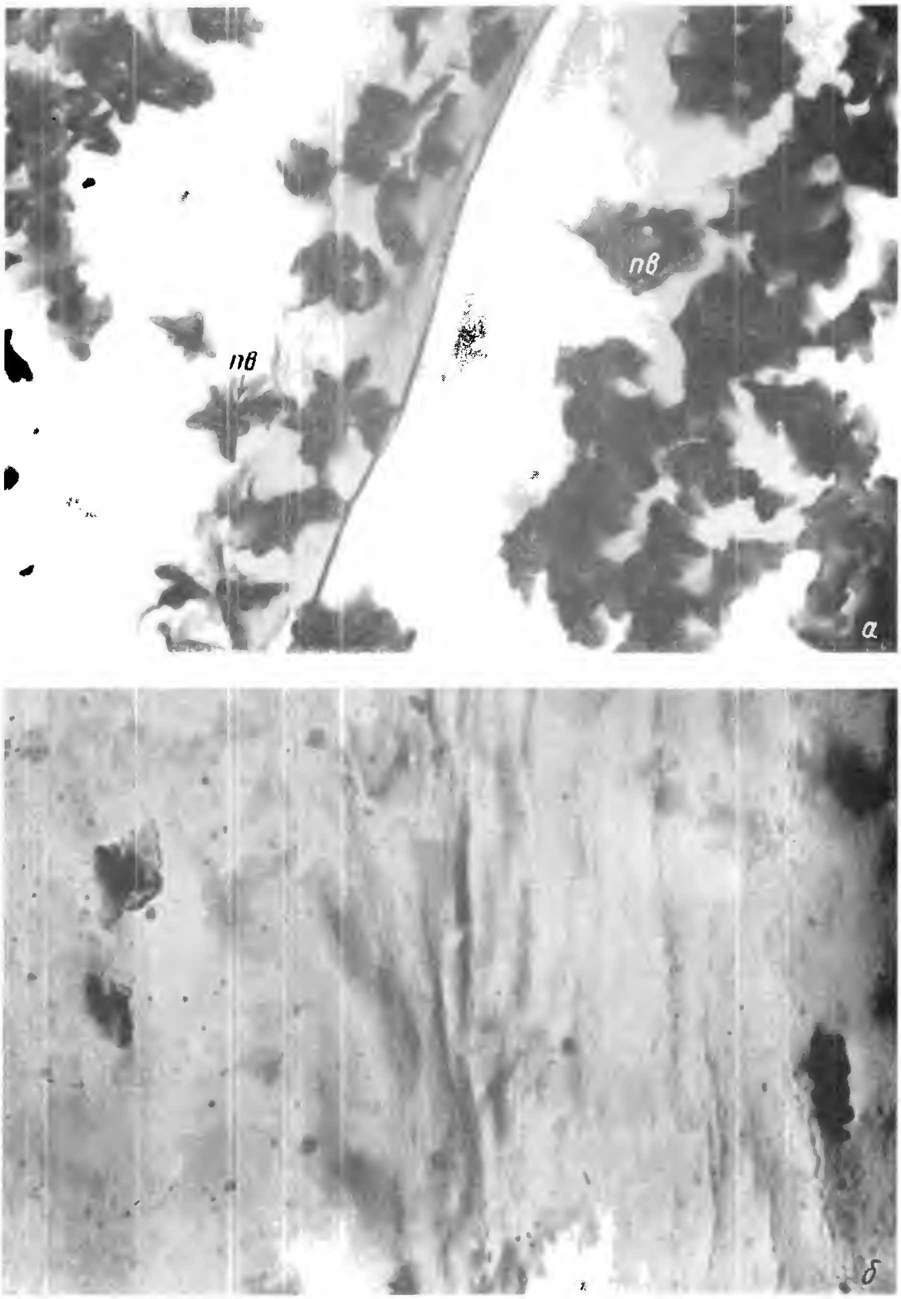


Таблица II

Участки поверхности листовой пластинки *Poa annua* L.

а — пластинчатые отложения воска (край листа); увел. 18 000; *б* — поверхность эпидермальных клеток абаксиальной стороны листа, расположенных над жилками; увел. 27 000.

К стр. 1409

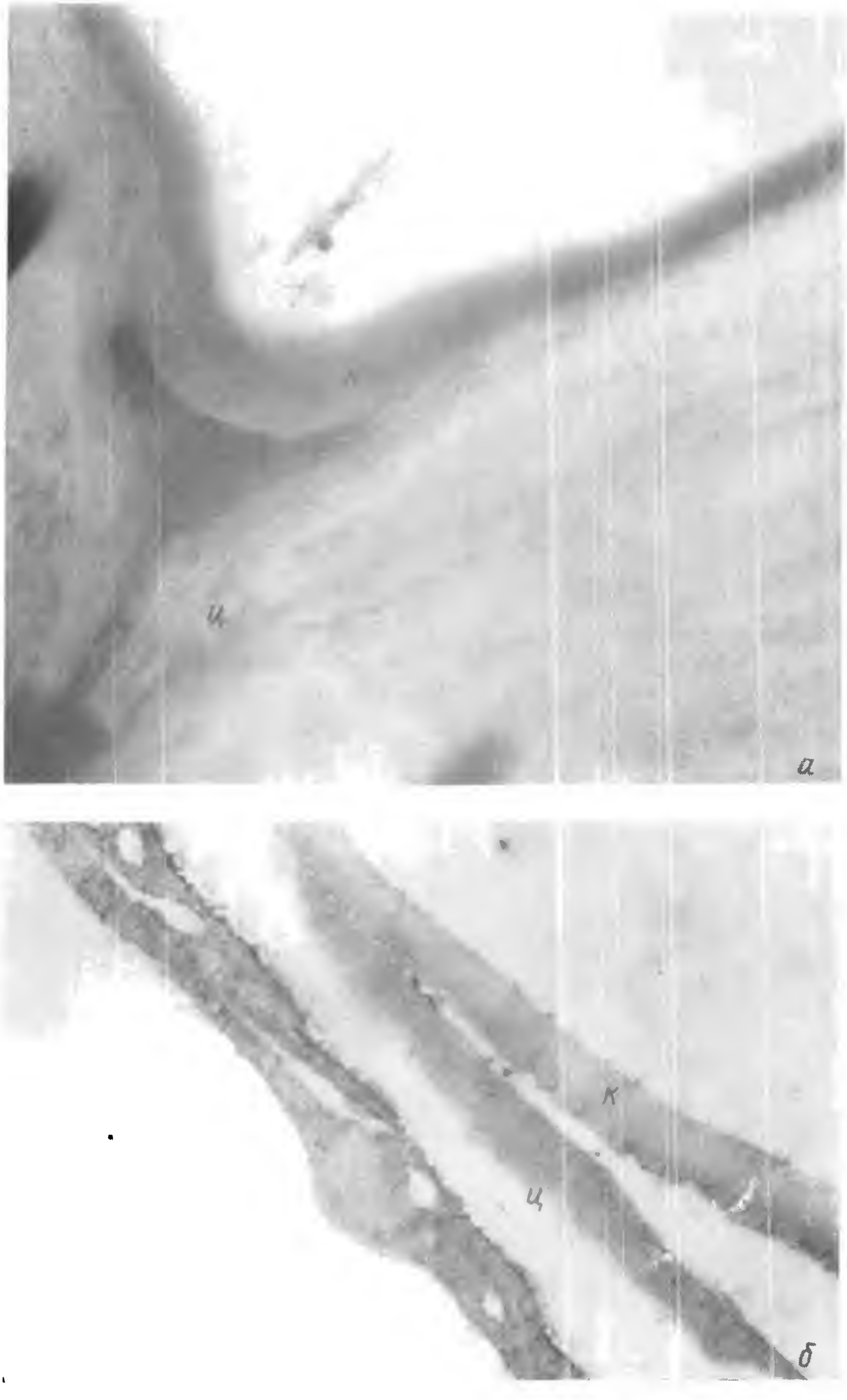


Таблица III

Поперечные срезы наружной стенки клетки эпидермиса злаков

а — над мезофиллом абаксиальной стороны листа *Dactylis glomerata* L.; увел. 40 000; *б* — на ранних стадиях развития *Leymus racemosus* (Lam.) Tzvel.; фиксация глутаровым альдегидом и осмием, контрастирование свинцом, заливка в эпон; увел. 24 000

К стр. 1409

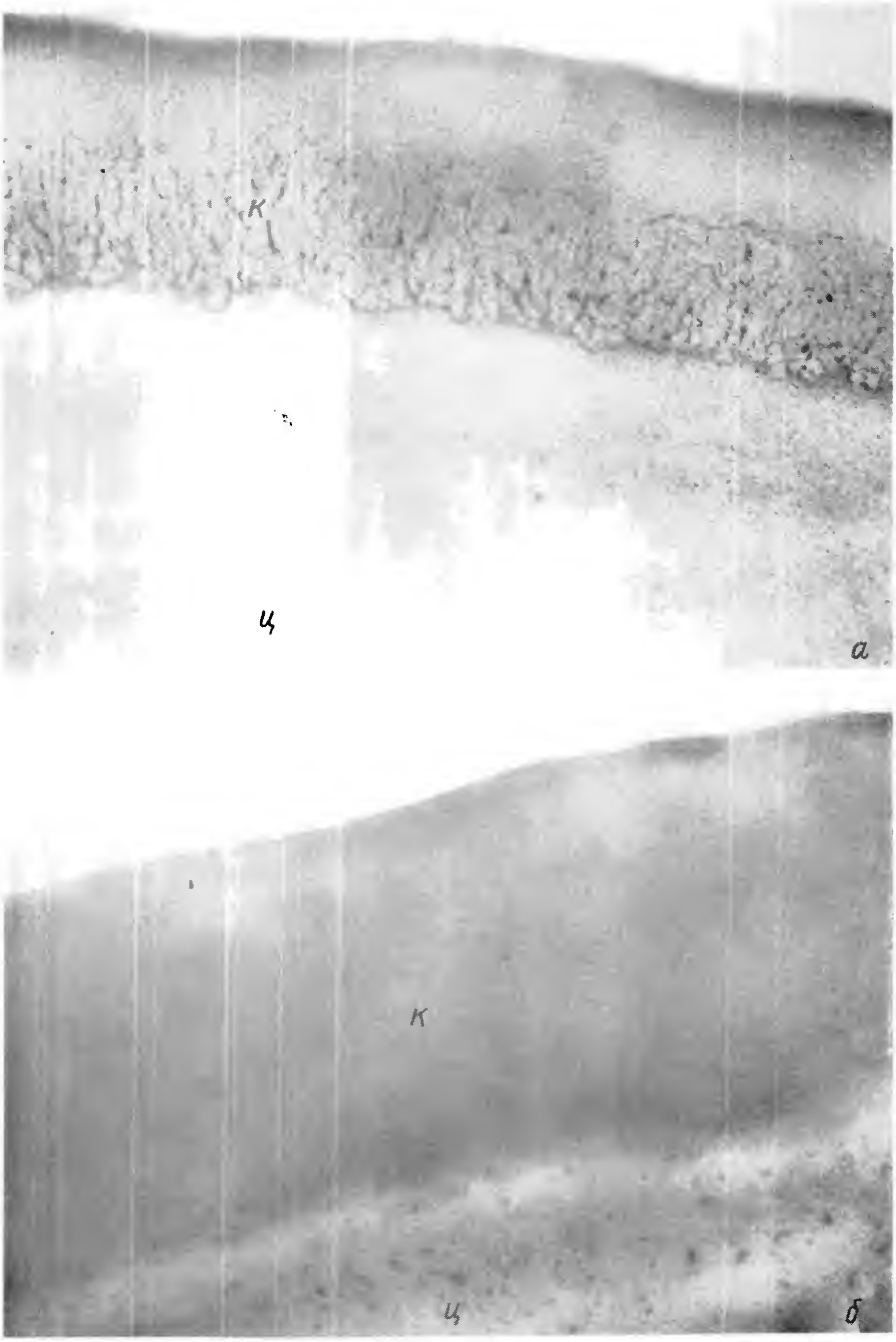
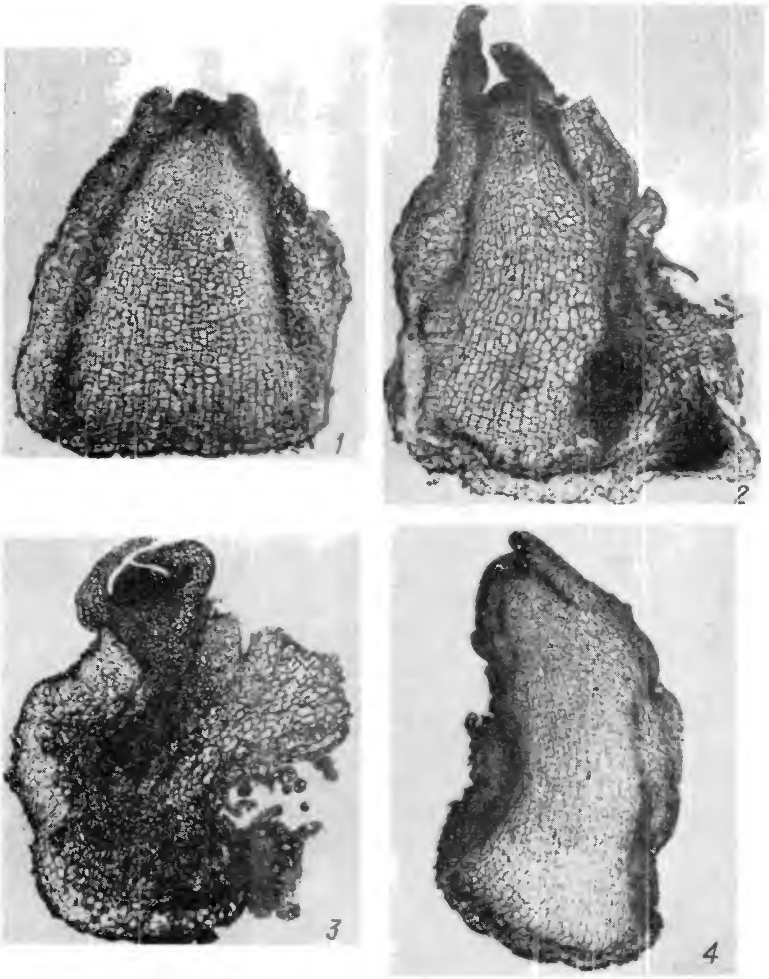


Таблица IV

Поперечный срез кутикулы нижней части стебля *Leymus racemosus* (Lam.) Tzvel.

а — фиксация глутаровым альдегидом с окраской алциановым синим, заливка в эпон; увел. 58 000;
б — фиксация глутаровым альдегидом, заливка в эпон; увел. 88 000

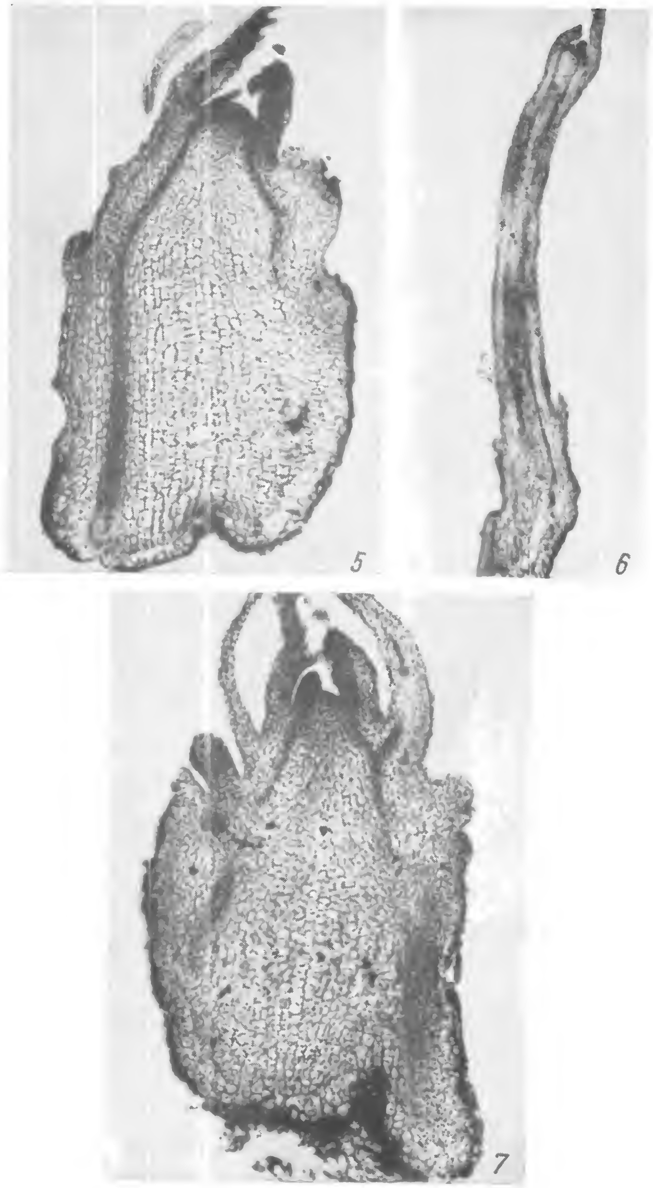
К ст. Ю. Г. Попова и С. Е. Щелкуновой. стр. 1516



Эксплантаты верхушки стебля *Rubus idaeus* L. в опытах с регуляторами роста

1 — эксплантат после 4 дней культуры на среде с ауксином, пояснения в тексте; *2* — эксплантат после 8 дней культуры на среде с ауксином, пояснения в тексте; *3* — аномальное развитие эксплантата на среде с ауксином; *4* — эксплантат после 4 дней культуры на среде с гиббереллиновой кислотой;

К стр. 1516 (*продолжение*)



5 — эксплантат после 8 дней культуры на среде с гиббереллловой кислотой;
— эксплантат после 20 дней культуры на среде с гиббереллловой кислотой;
7 —эксплантат после 12 дней культуры на среде с кинетином

К ст. В. Е. Москалевой и З. Е. Брянцевой, стр. 1521

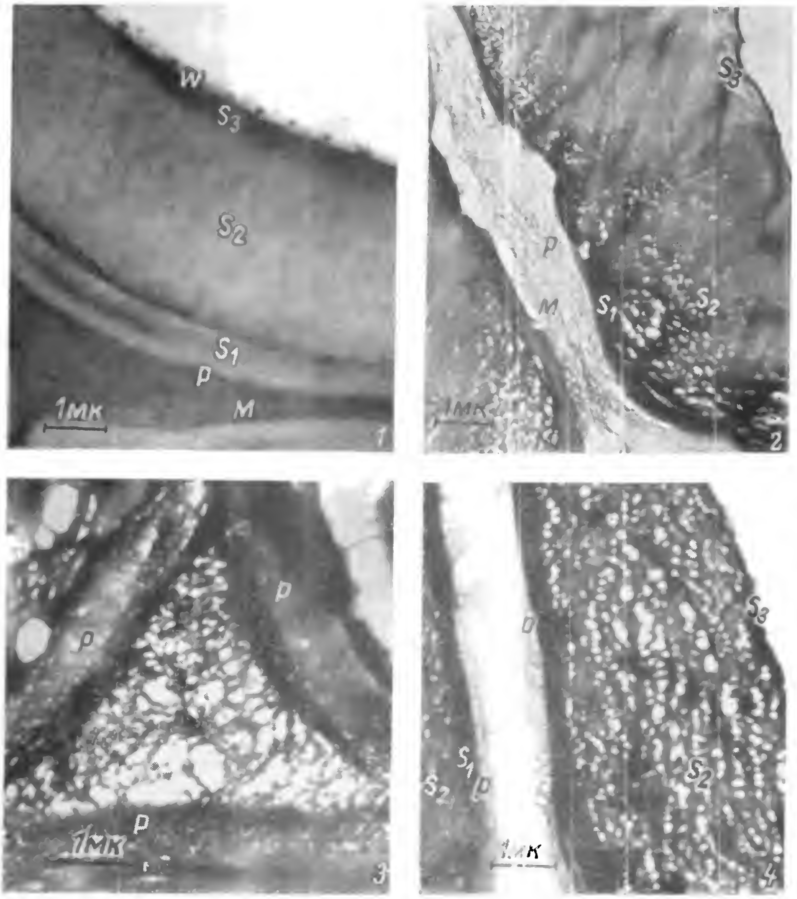


Таблица I

1 — поперечный срез клеточной стенки трахеиды лиственницы *Larix dahurica* Turcz.; оболочки окрашены на пектины, видны слои *M*, *P*, S_1, S_2, S_3, бородавчатый слой *W*; *2* — поперечный срез целлюлозного волокна лиственницы после 5.5 час. бисульфитной варки; сеть микрофибрилл в межклеточном слое; *3* — сеть соединительных микрофибрилл в межклетнике после 4.5 час. бисульфитной варки; *4* — электронноплотные слои S_1 и S_3 в клеточной стенке целлюлозного волокна после 6.5 час. варки

К стр. 1523

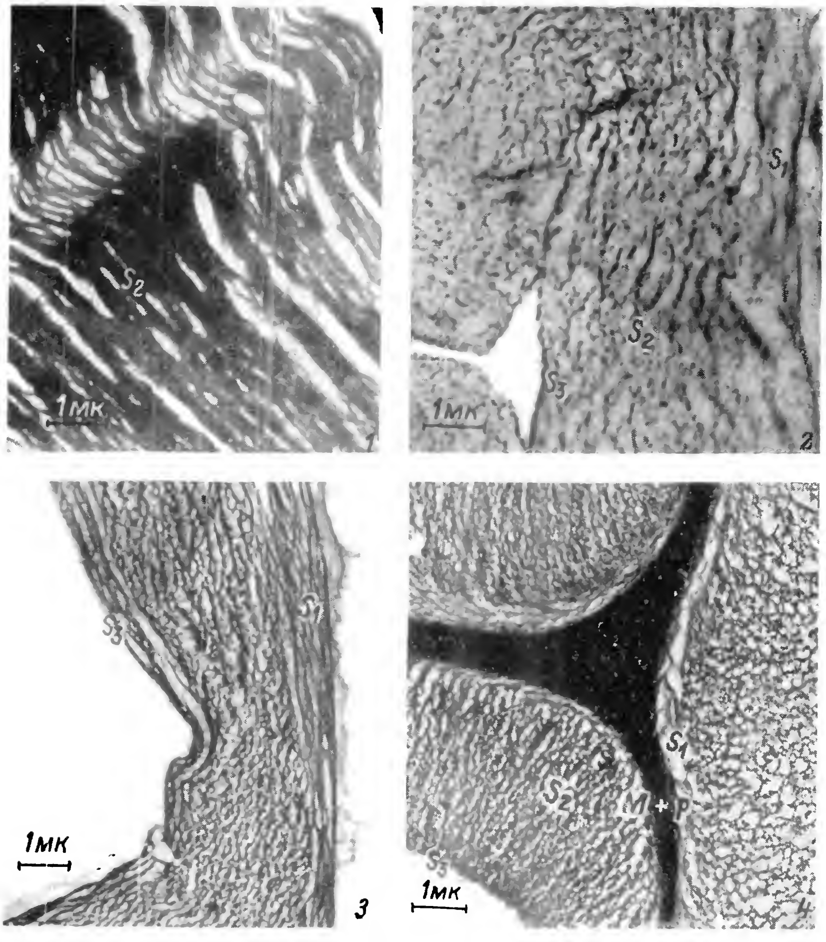


Таблица II

1 — продольный срез целлюлозного волокна у *Larix dahurica* Turcz.; ламеллярное строение и ориентация микрофибрилл в слое S_2, видна «линия скольжения» в клеточной стенке; *2* — агрегация микрофибрилл и набухание клеточной стенки вследствие грубой промывки и сушки целлюлозного волокна; *3* — тонкое ламеллярное строение слоев S_1 и S_3 вторичной стенки целлюлозного волокна; остатки слоя *P*; *4* — поперечный срез лигнинового скелета клеточной стенки трахеиды; концентрическое расположение лигниновых частиц и увеличение их плотности вблизи полости клетки

Обозначения к таблицам I и II: *M* — межклеточный слой, *P* — первичная стенка, S_1, S_2, S_3 — наружный, средний и внутренний слои вторичной стенки, *W* — бородавчатый слой

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

ЦЕНТРАЛЬНАЯ КОНТОРА «АКАДЕМКНИГА»

В МАГАЗИНАХ «АКАДЕМКНИГА» ИМЕЮТСЯ В ПРОДАЖЕ КНИГИ:

Абрамов И. И. Проблема эндемизма у листостебельных мхов. (Комаровские чтения. Вып. 22). 1969. 55 стр. *24 к.*

Арктическая флора СССР. Критический обзор сосудистых растений, встречающихся в арктических районах СССР. Вып. 5. 1966. 208 стр. *1 р. 17 к.*

Базилевская Н. А. и др. Краткая история ботаники. Труды Московского общества испытателей природы. Т. 31. 1968. 310 стр. *2 р. 09 к.*

Бардунов Л. В. Листостебельные мхи Восточного Саяна. 1965. 160 стр. *87 к.*

Бардунов Л. В. Листостебельные мхи побережий и гор Северного Байкала. Труды Восточно-Сибирского филиала АН СССР. Вып. 42. Серия биологическая. 1961. 120 стр. *68 к.*

Библиографический справочник к «Ботаническому журналу». Т. т. 41—50. 1956—1965 гг. 1969. 132 стр. *68 к.*

Ботанические материалы Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова.
Т. 20. 1960. 515 стр. *2 р. 60 к.*
Т. 22. 1963. 341 стр. *1 р. 67 к.*

Васильев В. Н. Род Empetrum. 1961. 132 стр. *58 к.*

Домбровская А. В. Конспект флоры лишайников Мурманской области и Северо-Восточной Финляндии. 1970. 118 стр. *72 к.*

Заиконникова Т. И. Дейции — декоративные кустарники. 1966. 140 стр. *83 к.*

Клобукова-Алисова Е. Н. Дикорастущие полезные и вредные растения Башкирии. Т. 2. 1960. 247 стр. *1 р.*

Растительное сырье. Труды Ботанического института им. В. Л. Комарова. Серия V.
Вып. 7. Таннидоносные растения. Выпуск посвящается 25-летию существования Отдела растительных ресурсов. 1961. 300 стр. *1 р. 92 к.*
Вып. 9. Растительность и полезные растения Центральных Саян. 1961. 398 стр. *2 р. 54 к.*
Вып. 10. Камеденосные растения (трагакантовые астрагалы). Ч. 1. 1962. 303 стр. *1 р. 99 к.*
Вып. 11. Камеденосные растения. Ч. 2. 1963. 350 стр. *2 р. 21 к.*
Вып. 12. Терпеноиды и кумарины. 1965. 197 стр. *1 р. 45 к.*
Вып. 14. Травянистые дубильные растения. 1967. 119 стр. *72 к.*
Вып. 15. Растения семейства зонтичных — источники биологически активных веществ. 1968. 198 стр. *1 р. 22 к.*

Смирнов В. Ф. Новые сорта косточковых культур, выведенные в СССР. Вишня, черешня, слива, алыча, абрикос, персик. 1969. 261 стр., 64 табл. *2 р. 40 к.*

Соколов М. П. Ботанические сады. Основы их устройства и планировка. 1959. 199 стр., 7 вкл. *1 р. 42 к.*

Список растений Гербария флоры СССР.
Т. 15. Вып. 85—88. 1963. 97 стр. *54 к.*
Т. 16. Вып. 89—94. 1966. 156 стр. *88 к.*

ДЛЯ ПОЛУЧЕНИЯ КНИГ ПОЧТОЙ ЗАКАЗЫ ПРОСИМ НАПРАВЛЯТЬ ПО АДРЕСУ:

117463, **Москва,** Мичуринский проспект, 12, магазин «Книга—почтой»
Центральной конторы *«Академкнига»;*

197110, **Ленинград,** Петрозаводская ул., 7, магазин «Книга—почтой»
Северо-Западной конторы «Академкнига»
или в ближайшие магазины *«Академкнига».*

Адреса магазинов *«Академкнига»:*

480391, **Алма-Ата,** ул. Фурманова, 91/97; 370005, **Баку,** ул. Джапаридзе, 13; 320005, **Днепропетровск,** проспект Гагарина, 24; 734001, **Душанбе,** проспект Ленина, 95; 664033, **Иркутск,** 33, ул. Лермонтова, 303; 252030, **Киев,** ул. Ленина, 42; 277012, **Кишинев,** ул. Пушкина, 31; 443002, **Куйбышев,** проспект Ленина, 2; 192104, **Ленинград,** Литейный проспект, 57; 199164, **Ленинград,** Менделеевская линия, 1; 199004, **Ленинград,** 9 линия, 16; 103009, **Москва,** ул. Горького, 8; 117312, **Москва,** ул. Вавилова, 55/7; 630090, **Новосибирск,** Академгородок, Морской проспект, 22; 630076, **Новосибирск,** 91, Красный проспект, 51; 620151, **Свердловск,** ул. Мамина-Сибиряка, 137; 700029, **Ташкент,** ул. Ленина, 73; 700100, **Ташкент,** ул. Шота Руставели, 43; 634050, **Томск,** наб. реки Ушайки, 18; 450075, **Уфа,** Коммунистическая ул., 49; 450075, **Уфа,** проспект Октября, 129; 720001, **Фрунзе,** бульвар Дзержинского, 42; 310003, **Харьков,** Уфимский пер., 4/6.

1 р. 50 к.

Индекс
70056